Aus der Augenklinik Abteilung Augenheilkunde II
der Universität Tübingen
Ärztliche Direktorin: Professor Dr. E. Aulhorn

Zeitabhängigkeit der raum-zeitlichen Interpolation

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Medizin

der Medizinischen Fakultät
(Klinische Medizin)
der Eberhard-Karls-Universität
Tübingen

vorgelegt von
OTTO DOLLINGER
aus Biberach/Riß

1987

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543904_0114

Aus der Augenklinik Abteilung Augenheilkunde II
der Universität Tübingen
Ärztliche Direktorin: Professor Dr. E. Aulhorn

Zeitabhängigkeit der raum-zeitlichen Interpolation

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Medizin

der Medizinischen Fakultät
(Klinische Medizin)
der Eberhard-Karls-Universität
Tübingen

vorgelegt von
OTTO DOLLINGER
aus Biberach/Riß

1987

Dekan:	Professor Dr. med. J. Dichgans
1. Berichterstatter:	Professor Dr. med. E. Aulhorn
2. Berichterstatter:	Privatdozent Dr. rer. nat. habil. G. Palm

Druck: Zeeb-Druck, Tübingen 7 (Hagelloch)

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

EINLEITUNG.....1

METHODIK.....6
1. Allgemeine Methodik.....6
2. Versuchsaufbau und Apparatur.....8
3. Versuchspersonen.....10
4. Versuchsdurchführung.....10
5. Versuchsauswertung.....12
6. Untersuchungsprogramm.....14

ERGEBNISSE.....18
1. Noniuswahrnehmung in der Gesichtsfeldperipherie.....18
2. Foveale Noniussehschärfe bei Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit.....21
3. Foveale Noniussehschärfe bei Bewegung mit konstanter Beschleunigung.....29

DISKUSSION.....32
1. Einfluß von Gesichtsfeldort und Reizorientierung....32
2. Foveale Noniussehschärfe bei Bewegung mit konstanter Beschleunigung bzw. konstanter Geschwindigkeit.....36

ZUSAMMENFASSUNG.....54

ABBILDUNGEN.....56

LITERATURVERZEICHNIS.....80

EINLEITUNG

Die Mehrzahl unserer Eindrücke und Informationen erhalten wir durch unser visuelles System. Der optische Apparat des Auges projiziert ein Bild der Außenwelt auf die Netzhaut. Dieses wird codiert und vom Sehnerv zum Gehirn - dem komplexesten Organ unseres Körpers - übertragen. Durch die Leistung der Neuronensysteme der Netzhaut, des Corpus geniculatum laterale und des visuellen Cortex werden die optischen Signale strukturiert und aufbereitet. Eine wichtige Fähigkeit unseres visuellen Systems ist es, Formen und Muster zu erkennen und zu unterscheiden. Wichtige Voraussetzung dafür ist, daß Strukturen gleichzeitig, räumlich getrennt, wahrgenommen und verglichen werden können.
Das räumliche Auflösungsvermögen des Auges ist durch die Qualität seines optischen Apparates und den Durchmesser der Rezeptorzellen der Fovea begrenzt. Als 'Minimum separabile' oder Netzhautauflösungsvermögen wird deshalb der kleinste Sehwinkel zwischen zwei Punkten definiert, der erforderlich ist, damit diese noch für das Auge getrennt wahrnehmbar sind (Hollwich 1982). Das Auflösungsvermögen des menschlichen Auges liegt zwischen 45 und 60 Winkelsekunden.
1892 beschrieb Ernst Anton Wülfing aus Tübingen, daß er bei seinen Experimenten mit Noniusmustern seitliche Versetzungen von nur 1o Winkelsekunden gut erkennen konnte. Damit lag er ein Vielfaches unter dem, ihm bekannten, 'Minimum separabile'. Er vermutete, daß dieser kleinste Gesichtswinkel auf die Größe der Rezeptorzellen der Retina zurückzuführen sei.
Hering (1899) konnte die ihm bekannte Rezeptorzellgröße von 3o Winkelsekunden (von Helmholtz 1896) in der Fovea zunächst nicht in Einklang bringen mit Wülfings Ergebnissen. Er nahm an, daß die extrem niedrigen

Schwellen auf, einen neuronalen Prozeß zurückzuführen sind. Seiner Theorie der Mittelwertbildung entlang von Reizmustern schlossen sich in den folgenden Jahren zahlreiche Wissenschaftler an. Doch 1953 wies Ludvigh nach, daß mit Punktmustern vergleichbare Schwellen wie mit Strichmustern zu erhalten waren. Herings Theorie der Mittelwertbildung aus einer statistisch großen Anzahl von Zapfen war nicht mehr haltbar, da durch die Punkte in Ludvighs Anordnung nur wenige Zapfen gereizt werden.

Heute versucht man die extrem niedrigen Schwellen anhand des Abtasttheorems der Informationstheorie zu erklären (Shannon 1948). Danach kann unter bestimmten Bedingungen ein beliebiges Signal, wenn es zuerst gefiltert und danach 'gerastert' abgetastet wird, mit grundsätzlich beliebiger Genauigkeit rekonstruiert werden.

Ein Zapfen in der Fovea hat einen Durchmesser von 3o Winkelsekunden, das heißt, die Netzhautrasterung beträgt maximal 12o Punkte pro Sehwinkelgrad.

Mit unserer Versuchsanordnung zur klassischen Noniussehschärfe konnten wir zum Teil Schwellen von wenigen Winkelsekunden messen.Eine Schwelle von 5 Winkelsekunden entspricht beispielsweise einer Verschiebung von nur 0,02 Millimeter bei einem Betrachtungsabstand von einem Meter. über ähnliche Ergebnisse berichten Westheimer, Mc Kee (1975) und Braddick (1984). Außerdem werden Schwellen in der gleichen Größenordnung für andere Versuche (Bewegungswahrnehmung, Krümmungsdetektion, Stereosehen und interpolative Noniussehschärfe) beschrieben. Für alle diese Aufgaben, bei denen man ein räumliches Urteilsvermögen besitzt, das wesentlich genauer ist, als das Raster der Photorezeptoren auf der Netzhaut, prägte Gerald Westheimer den Begriff 'VISUAL HYPERACUITY', den

man wohl am besten mit überauflösung übersetzen könnte, besser erscheint jedoch ein Begriff wie relative Positionsauflösung.

Sehr bemerkenswert ist die relative Unempfindlichkeit der Noniussehschärfe gegenüber Bewegung. Wenn Noniusmuster bewegt werden, so verändern sich die Schwellen bis zu einer Geschwindigkeit von 4 Winkelgrad pro Sekunde kaum (Westheimer, Mc Kee 1975).Das heißt, die Lage zweier Linien zueinander, die um weit weniger als den Durchmesser eines Photorezeptors gegeneinander verschoben sind, ist bestimmbar, obwohl sich das ganze Muster innerhalb einer Sekunde fast 500 Photorezeptoren weit bewegt (Fahle 1984).

Diese hervorragende Positionsauflösung wird auch bei Scheinbewegung, wenn das Noniussehzeichen nur an einer Folge diskreter Stationen stroboskopisch erleuchtet wird, erreicht. Dies beruht vermutlich auf der Fähigkeit unseres visuellen Systems, sehr genaue raum-zeitliche Interpolationen auszuführen.

Morgan (1976) und Burr (1979b) beobachteten folgendes Phänomen der raum-zeitlichen Interpolation: ein scheinbewegtes Noniussehzeichen, dessen oberes Segment gegenüber dem unteren nicht räumlich versetzt, sondern zeitlich verzögert gezeigt wird, erscheint in der visuellen Wahrnehmung räumlich entgegen der Bewegungsrichtung versetzt.

Während einer Scheinbewegung entsteht der Bewegungseffekt vermutlich durch einen Interpolationsprozeß. Dieser Prozeß füllt die Lücken zwischen den diskreten Stationen, deshalb nimmt man eine kontinuierliche Bewegung des Objekts wahr. Wird also der obere Balken verzögert gezeigt, so hat sich der untere Balken scheinbar schon um Dx fortbewegt. Da die zeitliche Verzögerung Dt und die scheinbare Geschwindigkeit v bekannt sind, lassen sich

Schwellenwerte nach Dx = Dt mal v berechnen. Waren die Noniussehzeichen nur zeitlich verzögert,so bezeichnen wir die Versuche mit interpolativer oder zeitlicher Noniussehschärfe oder raum-zeitlicher Interpolation, im Gegensatz zur klassischen Noniussehschärfe bei räumlicher Versetzung.
Die tatsächliche Erkennung der Noniussehzeichen mit einer so ausgeprägten Genauigkeit erfordert einen aktiven Prozeß, der aus der Ausgangserregung der Photorezeptoren das ursprüngliche Muster durch Interpolation wiedergewinnt (vgl. dazu Barlow 1979; Crick, Marr, Poggio 1981; Fahle, Poggio 1981).

In der vorliegenden Arbeit soll versucht werden, diesen Erkennungsprozeß genauer zu charakterisieren.

Wir wollten wissen, ob es Unterschiede bei der Wahrnehmung bewegter Noniussehzeichen zwischen Gesichtsfeldperipherie und -zentrum gibt. Dazu stellten wir uns folgende Fragen:
Werden zeitlich verzögerte, scheinbewegte Noniussegmente auch in der Peripherie als räumlich versetzt wahrgenommen?
In welcher Größenordnung liegen die peripheren Schwellen im Vergleich zu denen in der Fovea?
Wie verhalten sich die Schwellen bei verschiedener Orientierung der Reizmuster?

Bei unseren Versuchen mit bewegten Noniusmustern in der Fovea interessierte uns:
Gibt es bei konstanter Geschwindigkeit Unterschiede im Schwellenverhalten bei räumlicher und zeitlicher Noniuswahrnehmung?
Verändern sich die Ergebnisse bei Halbierung des Intervallabstandes, bzw. bei Verdoppelung der

Geschwindigkeit?
Unsere Sehzeichen wurden scheinbewegt an diskreten Stationen dargeboten. Deshalb hatten wir die Möglichkeit, die Segmente z.B. nur an einer der n Stationen zu versetzen. Die Segmentpaare an den anderen Stationen wurden weder räumlich noch zeitlich versetzt. Wir wollten wissen, welche Rolle es spielt, ob eine Station am Anfang, in der Mitte oder am Ende der Bewegung versetzt gezeigt wird. Bei zeitlicher Verzögerung ist ein Bewegungseindruck nötig, um eine Versetzung zu erkennen. An der ersten Station hat das Gehirn noch keine Bewegungsinformation. Unter welchen Bedingungen können Versetzungen dennoch erkannt werden und warum?
Wie reagiert der Erkennungsprozeß auf Muster, die beschleunigt bewegt werden?

Wir wissen, daß komplexe Systeme nicht einfach durch die Eigenschaften ihrer einzelnen Elemente darzustellen sind. Deshalb versuchen wir, durch metrische Abbildung von Reiz und Empfindungsintensität aufeinander (Psychophysik), Rückschlüsse auf die im Nervensystem ablaufenden Prozesse zu ziehen. Ein übergeordnetes Ziel ist es, zu verstehen, wie das Netzhautbild verschlüsselt und zum Cortex übertragen wird. Unser besonderes Interesse gilt außerdem der Erforschung der Analyse dieses Bildes.

METHODIK

1. Allgemeine Methodik

Früher war die Beurteilung der optischen Leistungen des lebenden menschlichen Auges wegen des mangelnden direkten Zugangs zur Abbildungsebene (Retina) nicht möglich. Es war jedoch relativ einfach, Versuchspersonen zu befragen, ob sie etwas erkennen konnten oder nicht, und so Schwellen zu bestimmen. Deshalb wurde vor allem mit psychophysikalischen Experimenten gearbeitet. Der Begriff 'Psychophysik' geht auf E. H. Weber (1795-1878) zurück. Fechner (1860) definierte ihn so: ' Unter Psychophysik soll hier eine exacte Lehre von den funktionellen oder Abhänigkeitsbeziehungen zwischen Körper und Seele, allgemeiner zwischen körperlicher und geistiger, physikalischer und psychischer Welt verstanden werden... Als exacte Lehre hat die Psychophysik wie die Physik auf Erfahrung und mathematischer Verknüpfung erfahrungsgemäßer Tatsachen zu fußen.'
Alle unsere Ergebnisse beruhen auf psychophysikalischen Experimenten am Menschen. Durch die Zuordnung von objektivierbaren, physikalisch, oder physiologisch meßbaren Reizparametern auf subjektive Empfindungen sollen die Empfindungen quantifiziert werden. Als Beispiele seien die Bestimmung der Absolutschwellen von Reizen und die Messung von Differenzschwellen, das heißt, der eben wahrnehmbaren Änderung eines schon zuvor wahrnehmbaren Reizes, genannt.

Unsere Versuche wurden alle mit Noniussehzeichen gemacht. Sie bestehen aus zwei übereinander angeordneten, senkrecht orientierten Teilstrichen. Die

Sehzeichen werden auf einem Bildschirm nacheinander an n diskreten Stationen mit einem bestimmten räumlichen Abstand Dx und einem bestimmten zeitlichen Abstand Dt gezeigt. Die Sehzeichen bewegen sich also mit einer Geschwindigkeit v = Dx / Dt über den Monitor. Zwischen den n Stationen befinden sich n-1 Intervalle. Die Gesamtdarbietungszeit T ergibt sich aus der Summe der Intervallzeiten Dt und betrug maximal T = 15o Millisekunden. Vorausgesetzt, die einzelnen Positionen sind nicht zu weit voneinander entfernt, und die Zeit zwischen den einzelnen Darbietungen ist nicht zu lang, dann scheint sich das Muster kontinuierlich über den Bildschirm zu bewegen und nicht zu hüpfen.
In Film und Fernsehen wird dieser Effekt der Scheinbewegung aufeinanderfolgender unbewegter Bilder genutzt, es entsteht eine vollkommene Bewegungstäuschung. Früher nahm man an, daß das Gehirn die Lücken zwischen den Darbietungen ignoriere, doch inzwischen vermutet man, daß es durch einen Prozeß aktiver Interpolation die Lücken ausfüllt (Barlow 1979; Morgan 1976).
Wir verwendeten zwei verschiedene Arten der Noniusversetzung, die beide als räumlich wahrgenommen werden, subjektiv sind sie nicht zu unterscheiden.

a. Die räumliche Noniusversetzung
Das obere Segment des Noniussehzeichens ist an jeder Station gegenüber dem unteren Segment um eine bestimmte Wegstrecke verschoben, beide Segmente werden zur selben Zeit gezeigt. (siehe Abbildung 1a)

b. Noniusversetzung durch raum-zeitliche Interpolation
Das obere Segment des Musters wird an jeder Station um eine bestimmte Zeit (einige Millisekunden) früher oder später gezeigt, als das untere. Beide Teilstriche sind

aber objektiv räumlich nicht versetzt. Hier ist eine offensichtliche Bewegung des Musters nötig, damit der zeitliche Unterschied als räumliche Versetzung wahrgenommen wird (Burr 1979 a).(siehe Abbildung 1b)

Wir prüften die Noniussehschärfe für verschiedene Orientierungen der Noniusstriche in der Fovea und an peripheren Netzhautorten.

2. Versuchsaufbau und Apparatur

Die Muster wurden durch einen digitalen Computer (LSI 11/23) kontrolliert und auf einem Tektronix-Monitor Modell 6o8 dargeboten. Dieser Monitor ist mit Phosphor des Typs P 31 ausgerüstet, dessen Leuchtdichte nach Erregung besonders schnell, innerhalb von 25o Mikrosekunden, auf ein Prozent abfällt.
Jedes Segment des Noniussehzeichens wurde jeweils 1oo Mikrosekunden lang an insgesamt n Stationen dargeboten. Zwischen den Stationen lag jeweils ein Zeitintervall von Dt Millisekunden. Der räumliche Abstand zwischen den Stationen wird in horizontaler Richtung mit Dx angegeben.
Auf dem Bildschirm wurde die y-Position (vertikal) durch eine Dreieckspannung mit einer Frequenz von 3oo Kilohertz bestimmt. Auf diese Dreieckspannung konnte eine Gleichspannung addiert werden. Die x-Position des Strahls (horizontal) wurde durch ein Treppensignal kontrolliert. Die Höhe der Stufen bestimmte den Abstand zwischen den Stationen (Dx) und die Dauer der einzelnen Stufen (Dt) bestimmte die Geschwindigkeit der Aufeinanderfolge (v = Dx/Dt). Die relative Positioniergenauigkeit wurde durch Rauschen in der Elektronik auf etwa o,oo5 Millimeter begrenzt. Durch

einen 16 Bit Digital-Analog-Wandler konnte der 12 Zentimeter breite Monitor in 65 ooo unterscheidbare Stufen eingeteilt werden. Das entspricht einer theoretischen Auflösung von 1,8 Mikrometer. Bei einem Beobachtungsabstand von 3,3o Meter ergibt sich eine erreichbare Positioniergenauigkeit von o,15 Sehwinkelsekunden.
Die von uns gemessenen Schwellen beziehen sich auf die horizontale Versetzung. Eine Schwelle von 5 Winkelsekunden (niedrigste von uns bestimmte Schwelle) bedeutet, daß eine Versetzung von 2o Mikrometer noch in einem Meter Abstand wahrgenommen werden kann. Die Versetzung Dx ist also der kritische Parameter, wir haben deshalb die Positioniergenauigkeit des Aufbaus mehrfach überprüft.

a. Wir registrierten die Steuersignale, die vom Digital-Analog-Wandler erzeugt wurden, auf einem Mehrkanaloszillographen. Auf diese Weise konnten Form und Zeitverlauf des x-Signals, sowie die Synchronisation der y- und z-(Helligkeits) Impulse kontrolliert werden.

b. Der Schirm des Monitors wurde formatfüllend mit hochauflösendem Film (AGFA ORTHO) abfotographiert. Wir projizierten die Negative als Dias und waren in der Lage, bei starker Vergrößerung (1:2o) noch Noniusverschiebungen wahrzunehmen, die auf dem Bildschirm einer Versetzung von 2-5 Mikrometer entsprachen.

Wir können daraus schließen, daß Ungenauigkeiten und Rauschen bei der Erzeugung des Reizmusters unsere Ergebnisse nicht wesentlich beeinflußt haben, da die Genauigkeit der Reizerzeugung mindestens eine Größenordnung besser war, als die von uns gemessenen

Wahrnehmungsschwellen.

Bei Versuchen im Gesichtsfeldzentrum präsentierten wir unsere Muster so, daß der Beginn und das Ende der Bewegung innerhalb der Fovea wahrgenommen wurden. Bornschein und Hanitzsch (1978) geben den Durchmesser der Fovea mit einem Winkelgrad an. Beide Segmente, aus denen das Noniussehzeichen bestand, waren 31 Winkelminuten lang und o,7 Winkelminuten breit. Die Gesamtdistanz der Bewegung betrug maximal 3o Winkelminuten.

Das Licht der Sehzeichen wird durch die Optik des Auges gestreut. Um zu verhindern, daß sich die Streukurven beider Linien überlappen, betrug die vertikale Distanz der beiden Segmente eine Winkelminute (Westheimer 1976). Westheimer und Mc Kee (1977 b) stellten fest, daß eine Verlängerung der Sehzeichen die Ergebnisse in der Peripherie nur unmerklich beeinflußt.

3. Versuchspersonen

An den Versuchen nahmen insgesamt lo Personen im Alter zwischen 18 und 42 Jahren teil, 8 davon waren männlich, 2 weiblich. Die Sehschärfe wurde mit Hilfe der üblichen Tafeln geprüft. Alle Versuchspersonen erreichten, zum Teil nach Korrektur eines geringen Refraktionsfehlers, einen Visus von mindestens 1,o auf beiden Augen.

4. Versuchsdurchführung

Während einer Sitzung wurde eine bestimmte Anzahl von Noniussehzeichen dargeboten. Nach Blöcken von je 5 Zeichen, die im Abstand von je 3 Sekunden dargeboten wurden, gab es eine Pause von 6 Sekunden. Die

Darbietungsdauer eines bewegten Musters betrug maximal 15o Millisekunden. Diese Zeit verteilte sich auf n-1 Intervalle zwischen den n Stationen: T = (n-1) Dt = 15o ms. Die Richtung der horizontalen Bewegung wurde zufällig geändert, ebenso die zeitliche oder räumliche Vor- oder Zurückversetzung des oberen gegenüber dem unteren Balken. Dieser Wechsel, zusammen mit der kurzen Darbietungsdauer, verhinderte das Auftreten von Augenfolgebewegungen, die das Bild des Noniussehzeichens auf der Netzhaut eventuell stabilisiert hätten.

Nach übereinstimmenden Angaben aus der Literatur (z.B. Westheimer 1954 , Burr 1979 b) liegen die Latenzzeiten für Augenfolgebewegungen deutlich über 15o Millisekunden.

Bei unseren Versuchen bestimmten wir Schwellenwerte für räumlich und zeitlich versetzte, bewegte Noniussehzeichen, die in der Fovea bzw. in der Gesichtsfeldperipherie dargeboten wurden. Nach jeder Darbietung mußten sich die Versuchspersonen entscheiden, ob der untere Balken relativ zum oberen nach links oder rechts verschoben war. Nach ihrer Entscheidung mußten sie jeweils auf einen von zwei Knöpfen drücken (forced choice). Wurde keiner der beiden Knöpfe, oder beide gedrückt, dann ertönte ein Piepston. Geschah dies zu oft, dann war die ganze Versuchsreihe ungültig. Wurde eine falsche Antwort gegeben, so ~~erklang~~ ertönte ein Fehlersignal.

Bevor wir mit der Messung von Schwellenwerten begannen, mußten unsere Versuchspersonen eine Übungsphase absolvieren. Damit sie die Aufgabe kennenlernen konnten, zeigten wir ihnen die Muster zuerst foveal. Die Schwellen wurden zunächst ständig niedriger (vgl. Best 19oo). Um die Ergebnisse nicht durch Übungseffekte zu beeinflussen, begannen wir mit unseren Messungen erst, nachdem ein Plateau erreicht war (Fendick und Westheimer

1983; Mc Kee und Westheimer 1978). Während der Übungsphase und im Verlauf der Versuchsreihen mußten unsere Versuchspersonen zirka 1o ooo mal zwischen rechts und links entscheiden.

5. Versuchsauswertung

Zur Ermittlung von Schwellenwerten bei psychophysikalischen Versuchen gibt es verschiedene Verfahren. Hier fanden zwei Methoden Anwendung, die Methode der konstanten Reize (Method of Constant Stimuli MCS) und die Adaptive Probit Estimation Methode (APE), bei der sich die Reizbedingungen dem Antwortverhalten anpassen. Vorraussetzung für beide Verfahren ist die Annahme, daß die Fehler bei einer forced choice Aufgabe normal verteilt sind. Wenn man die Fehlerverteilung in Abhängigkeit von den Versuchsbedingungen aufträgt, erhält man eine psychometrische Kurve. Als Schwelle wird der Punkt auf dieser Kurve festgelegt, bei dem 75% oder 83% der Antworten richtig waren.

Bei der MCS Methode gaben wir räumliche bzw. zeitliche Versetzung der Noniusstriche vor und testeten 5o mal bei gleicher Versetzung. Dann wurde eine andere Versetzung gewählt, die der Schwelle vermutlich näher lag. Die Annäherung an die Schwelle ist langwierig. Aufgrund der Ergebnisse interpolierten wir den Punkt, für den 75% der Antworten richtig waren; die dazugehörige Versetzung entspricht der Schwelle. 1954 beschreibt Guilford die MCS als verbreitetste, nützlichste und genaueste Methode, gerade wenn bei einem Versuch eine Schwelle gemessen werden soll. Als Vorteile zählt er auf:

1. Die Anzahl der Darbietungen ist vor dem Versuch

festgelegt, so daß eine Ermüdung der Probanden verhindert werden kannn.
2. Man erhält eine Antwort-Irrtum Verteilung, die statistisch ausgewertet werden kann. So kann eine beeinflussende Versuchsführung weitgehend verhindert werden. Eine Antwortbevorzugung wird festgestellt und kann eventuell interpretiert werden.
3. Die Schwelle und der Punkt subjektiver Gleichheit werden zur gleichen Zeit bestimmt.
4. Die Reizmuster werden der Versuchsperson in pseudorandomisierter Reihenfolge gezeigt.

Die Nachteile sind aufwendige Versuchsarbeit zur Ermittlung eines vernünftigen Testbereichs, in dem möglichst viel Information gewonnen werden kann. Außerdem kann sich das Antwortverhalten der Probanden nach vielen Versuchen durch Müdigkeit und nachlassende Konzentration von Minute zu Minute ändern, dadurch wird die MCS uneffektiv.

Durch die Einführung von Laborcomputern eröffneten sich neue Möglichkeiten. Auf der Basis der MCS entwickelten Watt und Andrews (1981) ihr Adaptive Probit Estimation Verfahren (APE). APE wurde entwickelt, um komplette psychometrische Funktionen mit maximaler statistischer Effektivität bei minimaler Versuchsarbeit zu bestimmen. Bei APE orientieren sich die getesteten Stimuli am Antwortverhalten der Versuchsperson, so soll möglichst schwellennah und effektiv gemessen werden. Eine Versuchsreihe bestand bei uns aus 12o Reizen. Meßgrenzen wurden vorgegeben. Die ersten 2o Darbietungen dienten der Anpassung der Reize an das Antwortverhalten, für die Auswertung wurden sie nicht verwendet. Es folgten weitere loo Durchläufe, nach jeweils lo Darbietungen wurden die Reize von neuem

angepaßt. Nach Abschluß der Versuchsreihe wurde vom Computer die psychometrische Funktion berechnet. Als Schwelle nahmen wir die Versetzung, bei der zu 83% richtig geantwortet wurde.
Wir haben die APE Methode für Messungen der Noniussehschärfe eingeführt, erprobt und mit den Ergebnissen der MCS verglichen.
Unsere Experimente wurden vom Computer gesteuert, gleichzeitig konnte die Reihenfolge der Antworten mit den jeweiligen Reizbedingungen gespeichert werden. Nach Abschluß der Messung wurde eine kleine Statistik erstellt. Aus ihr konnte die Anzahl der richtigen Antworten für jede Reizbedingung, sowie eine eventuelle Bevorzugung einer Taste entnommen werden. Bei APE wurde zusätzlich die Standardabweichung des Schwellenwertes und der Punkt der subjektiven Gleichheit angegeben, außerdem wurde mit dem chi-Quadrat Test überprüft, ob die ermittelte psychometrische Funktion normal verteilt ist. In der Regel beruht jeder Datenpunkt in den folgenden Abbildungen bei der Methode der konstanten Reize (MCS) auf mindestens 6 Durchgängen mit 5o Messungen, bzw. beim Adaptive Probit Estimation Verfahren auf 1-2 Durchgängen mit je 12o Messungen.

6. Untersuchungsprogramm

6.1. Noniuswahrnehmung in der Gesichtsfeldperipherie

Bei allen Versuchen bewegte sich das stroboskopisch beleuchtete Noniussehzeichen mit einer Geschwindigkeit von 1,6 Winkelgrad pro Sekunde über 7 diskrete Stationen, mit einem Intervallabstand von je 2,5 Winkelminuten. Die Intervallzeit betrug 25 Millisekunden. An den Versuchen nahmen 4

Versuchspersonen teil. Wir bestimmten die Werte der zeitlichen Noniusauflösung mit der Methode der konstanten Reize, für verschiedene Orientierung der Sehzeichen im temporalen, nasalen, oberen und unteren Bereich des Gesichtsfelds. Die Schwelle wurde bei 75% richtigen Antworten festgelegt und durch Interpolation aus der psychometrischen Kurve ermittelt.

6.2. Foveale Noniussehschärfe bei Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit

Vorbemerkung

An den Versuchen nahmen insgesamt 6 Versuchspersonen teil. Wir ermittelten die Schwellen zunächst mit der Methode der konstanten Stimuli. Außerdem haben wir das Programm der Adaptive Probit Estimation erprobt. Für alle nachfolgend genannten Versuchsreihen verglichen wir die beiden Methoden (Ergebnisse einer Versuchsperson). Die Ergebnisse beider Methoden stimmten gut überein. Bei allen weiteren Versuchen verwendeten wir die APE Methode, da sie die Versuchsarbeit wesentlich erleichtert.
Unter verschiedenen Bedingungen untersuchten wir die Schwellen für räumliche Versetzung und zeitliche Verzögerung der Noniussehzeichen. Zuerst waren alle Zeichen gegeneinander versetzt (Abb. 1a,b), dann versetzten wir nur die Segmente an einer der n Stationen (Abb. 1c), während die Segmente an allen anderen Stationen weder zeitlich noch räumlich versetzt waren.

Versuchsbedingungen

a. Die Geschwindigkeit der Muster betrug 1,6 Winkelgrad pro Sekunde. Dabei bewegte sich der Nonius während

eines Durchgangs in 6 Sprüngen zwischen sieben Stationen mit jeweils 25 Millisekunden zeitlichem und 2,5 Sehwinkelminuten räumlichem Abstand. Die Summe der Intervallzeiten betrug also 15o Millisekunden, die Summe der Intervallabstände 15 Winkelminuten.

b. Für das interpolative Noniussehen untersuchten wir den Einfluß einer Halbierung der Intervallabstände, daraus ergibt sich bei gleicher Geschwindigkeit wie in (a.) auch eine Halbierung der Intervallzeit. Für gleiche Darbietungszeit ergeben sich 13 Stationen.

c. Wir verdoppelten die Geschwindigkeit. Da die Bewegung nun in der halben Zeit die gleiche Strecke zurücklegt, halbiert sich die Intervallzeit bei gleichem Stationsabstand. Bei gleicher Gesamtdarbietungszeit haben wir 13 diskrete Stationen.

d. Bei einer weiteren Versuchsreihe wurden die Bedingungen von (a.) übernommen. Es war jedoch nur das jeweils letzte Noniuszeichen versetzt. Zuerst wurde nur die erste Station gezeigt, dann die ersten beiden, so wurde in jedem Durchgang eine Station mehr gezeigt.

e. Nur die obere Reihe der Noniussegmente wurde gezeigt (Abb. 1d). Ein Strich war gegenüber den anderen, regelmäßig angeordneten Strichen, nach rechts oder links versetzt. Im übrigen galten die unter (a.) genannten Bedingungen.

f. Wieder wurde die obere Segmentreihe gezeigt. Unten war nur das mittlere der 7 Segmente sichtbar. Es war gegenüber dem darüberliegenden entweder nach links oder nach rechts versetzt (Abb. 1e).

6.3. Foveale Noniussehschärfe bei Bewegung mit konstanter Beschleunigung

In der Formel Ds = 1/2 a Dt , sei a die Beschleunigung, Ds der Weg und Dt die Zeit im Moment der Betrachtung.

Das bedeutet, bei konstanter Beschleunigung nimmt die Wegstrecke, die die Bewegung in einer bestimmten Zeit zurücklegt, im Quadrat mit der Zeit zu. Wollten wir einen konstanten Versetzungseindruck erzeugen, so müßte sich unsere Versetzung von einer Station zur nächsten proportional zum Quadrat der Zeit verändern. Dies war mit unserer Anordnung nicht möglich. Wir konnten deshalb sinnvolle Schwellen nur bei Versetzung an einzelnen Stationen bestimmen, die Segmente an den anderen Stationen wurden zeitlich und räumlich gleich präsentiert. Mit zwei Probanden führten wir Messungen durch, bei denen sich die Noniussehzeichen entweder konstant beschleunigt, oder konstant entschleunigt bewegten.

ERGEBNISSE

1. Noniuswahrnehmung in der Gesichtsfeldperipherie

Im methodischen Teil sind die Versuchsbedingungen beschrieben, unter denen alle Versuche durchgeführt wurden (siehe auch Abb 2). Die Muster bewegten sich mit konstanter Geschwindigkeit, dabei war die Noniusversetzung zeitlich.
Bei orientierenden Versuchen konnte die Noniusversetzung stationärer Sehzeichen in der Gesichtsfeldperipherie überhaupt nicht erkannt werden.

1.a. Darbietung im nasalen und temporalen Gesichtsfeld.

Im Gesichtsfeld 3o Grad nasal (Abb 2a) wurde die Versetzung bei horizontal orientierten Noniussehzeichen wesentlich besser erkannt als bei vertikal orientierten. Dagegen war die Schwelle bei 3o Grad temporal für horizontal und vertikal orientierte Noniusmuster ungefähr gleich. Bei horizontalem Muster wurde die Noniusversetzung temporal und nasal gleich gut erkannt. Es bestand eine deutliche nasotemporale Asymmetrie für vertikal orientierte Striche. Das Ausmaß der nasotemporalem Asymmetrie hing also überaschenderweise von der Orientierung der Reizmuster ab.
Bei schräg orientierten Reizmustern (45, 135 Grad) konnte bei unserer Versuchsanordnug von keiner Versuchsperson, weder temporal noch nasal, eine Versetzung erkannt werden. Die größte Versetzung, die wir prüften, lag bei 6oo Winkelsekunden. Wurde die vorgegebene Schwelle noch weiter erhöht, dann waren die beiden Segmente nur noch sehr kurze Zeit gleichzeitig auf dem Bildschirm zu sehen. Gleichzeitigkeit der

Darbietung ist aber Voraussetzung für niedrige Schwellen.

1.b. Darbietung im oberen und unteren Gesichtsfeld

3o Grad unterhalb der Fovea (Abb 2a) wurde die Versetzung der Noniusstriche bei vertikal orientierten Mustern deutlich besser gesehen als bei horizontal orientierten. Bei 2o Grad oben bestand kein eindeutiger Unterschied zwischen horizontalen und vertikalen Sehzeichen.
2o Grad oben wurden die Muster besser erkannt als 3o Grad unten. Schräg orientierte Reizmuster wurden auch hier nicht erkannt.

1.c. Messungen an weiteren Gesichtsfeldorten

Bei zwei Probanden haben wir Messungen an einem Punkt 3o Grad nasal unten im Gesichtsfeld durchgeführt (Abb 2b). Bei senkrecht orientierten Zeichen wurde die Noniusversetzung am besten erkannt. Für horizontal orientierte Muster lag die Schwelle höher. Erstaunlich ist, daß 45 bzw. 135 Grad schräg orientierte Muster an diesem Gesichtsfeldort erkannt werden konnten. Die Schwellen lagen bei 21o und 222 Winkelsekunden. Damit waren sie wenig höher als die für horizontal orientierte Noniusstriche. Verglichen mit der größten Versetzung, die wir nasal, temporal, oben und unten für schräge Orientierung prüften - dort wurde die Versetzung jedoch nicht erkannt - lagen die Schwellenwerte hier ungefähr dreimal niedriger.
Um die Ergebnisse, die wir in der Peripherie erhielten, in Beziehung zu setzen mit den zentralen Schwellen, wurden bei einem Probanden beide Augen einzeln foveal geprüft (Abb 2c und Abb 3). Die Werte lagen um eine

Größenordnung niedriger als in der Peripherie. Die Versetzung wurde foveal bei vertikal orientierten Mustern besser erkannt als bei horizontal orientierten. Die Schwellen fur schräg orientierte Muster lagen deutlich höher.

1.d. Psychometrische Funktion für die interpolative Noniusversetzung

Die psychometrische Funktion zeigt die Abhängigkeit des Antwortverhaltens (% Richtige) von der Noniusversetzung. Wir zeigten einer Versuchsperson senkrecht orientierte Noniussehzeichen und ermittelten die Anzahl der richtigen Antworten für eine bestimmte Versetzung.
In Abb 4 zeigen wir die Ergebnisse bei Darbietung foveal, 1o Grad bzw. 3o Grad nasal und temporal im Gesichtsfeld.
Foveal genügte eine sehr geringe Änderung der Versetzung, um das Antwortverhalten stark zu verändern (steiler Kurvenverlauf). 1oo% richtige Antworten wurden bei einer Versetzung von 45 Winkelsekunden erreicht. Bei 1o Grad Exzentrizität verläuft die Kurve flacher, bei 3o Grad verläuft sie am flachsten. Flacher Verlauf bedeutet, daß eine große Änderung der Versetzung nötig ist, um das Antwortverhalten zu verbessern oder zu verschlechtern und daß die Schwelle, das heißt die Versetzung die 75% Richtige erbringt, hoch liegt.
Auch bei großer Versetzung war es bei 1o Grad temporal und nasal im Gesichtsfeld nicht möglich, 1oo% Richtige zu ereichen. Nasal waren größere Versetzungen nötig, um die gleiche Anzahl richtiger Antworten zu erzielen, als temporal.
Bei einer Exzentrizität von 3o Grad wurden bei sehr großer Versetzung maximal 92% richtige Antworten gegeben. Nasal wurde hier erst bei wesentlich größeren

Versetzungen gleich häufig richtig geantwortet wie temporal.
Zusammenfassend können wir feststellen:

In der Fovea waren die Schwellen am niedrigsten.
Die Schwellen nahmen von der Fovea zur Peripherie hin zu.
Die Schwellen nahmen für die senkrecht orientierten Sehzeichen nasal stärker zu als temporal.

2. Foveale Noniussehschärfe bei Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit

Darstellungsweise

Auf der Abszisse von Abb. 5 ist die Darbietungszeit (Millisekunden) in linearem Maßstab aufgetragen. Die Ordinate zeigt die Schwellen (Sehwinkelsekunden) für 83% richtige Antworten im logarithmischen Maßstab.
Die Noniussehzeichen wurden an diskreten Stationen nacheinander gezeigt. Waren die Segmente nur an einer Stelle versetzt, an den anderen aber genau übereinander angeordnet, so tragen wir die Schwelle für die Station in Abhänigkeit von der Zeit ein, zu der diese Station dargeboten wurde. Das heißt, die Schwelle für die erste Station wird zum Zeitpunkt Null eingetragen, die Schwelle für die zweite Station folgt nach einer Intervallzeit von z.B. 25 Millisekunden usw..

2.a. In Abb. 5 und Abb. 6 sind die Ergebnisse von 6 Probanden für räumliche und für interpolative Noniusversetzung bei einer Mustergeschwindigkeit von 1,6 Winkelgrad pro Sekunde dargestellt.
Wir betrachten zuerst die Ergebnisse für räumliche

Versetzung (Abb. 5a,b). Waren die Segmente an allen 7 Stationen gegeneinander versetzt, so ergab sich eine durchschnittliche Schwelle von 1o,2 Winkelsekunden. Dieser Wert wird durch den ausgefüllten Kreis in Abb. 5a symbolisiert. Alle Schwellen waren deutlich höher, wenn nur an einzelnen Stationen eine Versetzung gezeigt wurde. Die höchste Schwelle (1o6 Winkelsekunden) wurde für die erste Station gemessen, die niedrigste für die letzte Station (25 Winkelsekunden). Die Schwellen nahmen bei allen Versuchspersonen ständig ab. Der Standardfehler der Mittelwerte lag bei maximal 2o% ihres Absolutwertes. Wenn nur einzelne Segmentpaare versetzt waren, so erkannte man diese am Anfang schlecht,zum Ende zu jedoch immer besser.

Abb. 6a,b zeigt die Schwellen für die Erkennung des interpolativen Noniussehzeichens. Wenn die Balken an jeder Station versetzt waren, dann lag die Schwelle durchschnittlich bei 18,2 Winkelsekunden (ausgefüllter Kreis in Abb. 6a). Sie war also höher als die Schwelle für räumliche Versetzung, dennoch lag sie im Bereich der übersehschärfe. Wesentlich höher waren die Schwellen, wenn wir wieder nur einzelne Positionen versetzten. Die Versetzung der ersten Station wurde am schlechtesten erkannt (Schwelle 125 Winkelsekunden). Bis zur dritten Position (68 Millisekunden) nahmen die Schwellenwerte ab, sie blieben dann ungefähr konstant, am Ende stieg die Schwelle (83 Winkelsekunden) erneut an. An der vorletzten Station wurde die Versetzung am besten erkannt, die Schwelle lag bei 61 Winkelsekunden.

Obwohl räumliche und interpolative Noniussehzeichen subjektiv nicht unterscheidbar sind, sind ihre Schwellen nicht identisch. Abb. 13 zeigt einen Vergleich der beiden Kurven.

Wurden Versetzungen einzelner Stationen am Anfang gezeigt, so lagen die Schwellen für beide Versetzungsarten in der gleichen Größenordnung. Ab der 4. Position nahmen die Schwellen für räumliche Versetzung kontinuierlich weiter ab, die für zeitliche Verzögerung blieben zunächst gleich und die Schwelle an der letzten Station stieg sogar noch an. Am Ende war der Unterschied also am deutlichsten, die Differenz der Schwellen am größten.

2.b. Abb. 7a,b zeigt die Ergebnisse für interpolatives Noniussehen, wenn die Stationsabstände halb so groß sind wie in (2a.). In der gleichen Zeit springt das Muster nun bei gleicher Geschwindigkeit über 13 Stationen.
Wenn wir an allen Stationen eine Versetzung zeigten, so war das Ergebnis (Schwelle 2o,2 Winkelsekunden) nur minimal höher als bei dem in (2a.) verwendeten Stationsabstand.
Nun haben wir die Segmente wieder nur an einer Position versetzt. Wir fanden an der ersten Position die höchste Schwelle (231 Winkelsekunden), dann werden die Schwellen niedriger bis zur dritten, eventuell fünften Station (89 Millisekunden). Die folgenden Schwellen bleiben bei Werten von zirka 9o Winkelsekunden. Erst an der letzten Position stieg die Schwelle erneut an (144 Winkelsekunden). Am besten wird die Versetzung an der fünften Position erkannt. Der Standardfehler betrug maximal 25 %.
Die Schwellen liegen geringfügig höher als beim interpolativen Noniussehen mit 7 Stationen (2a.). Deutlicher wird dieser Unterschied an der ersten Position, die Schwelle liegt wesentlich höher (Abb. 13). Daraus ergibt sich auch ein steilerer Abfall der Kurve am Anfang.

2.c. Verdoppelten wir die Geschwindigkeit, mit der sich die Muster bewegten, so ergaben sich wieder 13 Stationen bei gleichem Intervallabstand wie in (2a.),in gleicher Zeit wurde aber der doppelte Weg zurückgelegt (Abb. 8a,b)
Bei Versetzung an einzelnen Stationen ergibt sich von Neuem für die erste Station der höchste Wert (295 Winkelsekunden). An der vorletzten Position haben wir die niedrigste Schwelle (152 Winkelsekunden) gemessen. An der letzten Station lag die Schwelle bei 174 Winkelsekunden. Der Standardfehler des Mittelwerts lag bei maximal 25%. In Abb. 13 werden die Ergebnisse von (2c.) mit (2a.) und (2b.) verglichen. Für doppelte Geschwindigkeit ergeben sich an allen Positionen höhere Schwellen als für alle anderen Bedingungen.
Waren alle Segmente gegeneinander versetzt, so lag die Schwelle bei 25,5 Winkelsekunden und somit höher als bei den unter (2a.) und (2b.) genannten Bedingungen.

Kontrollexperimente

2.d. Um festzustellen, ob durch folgende nicht versetzte Segmentpaare Maskierungseffekte entstehen, ließen wir die Darbietung immer nach dem versetzten Noniuszeichen aufhören. Das heißt, am Anfang wurde das Noniussehzeichen nur an der ersten Position gezeigt. Waren die Segmente beispielsweise an der dritten Position versetzt, so gingen zwei nicht versetzte Sehzeichen voran, nach der dritten Position hörte die Bewegung auf.

Die Abb. 9a,b zeigt die Ergebnisse für räumliche Versetzung der Noniusstriche (4 Versuchspersonen). Die Schwellen bewegten sich zwischen 17,6 und 24,6

Winkelsekunden. Wurde nur die erste Station gezeigt, so war die Schwelle am niedrigsten. Die Schwellenwerte stiegen dann bis zur 6. Station leicht an, dort war die Schwelle am höchsten. An der 7. und zugleich letzten Position wurde die Schwelle wieder niedriger (2o,2 Winkelsekunden). Der Standardfehler der Mittelwerte betrug maximal 25%.
Die Werte lagen höher als wenn die Sehzeichen an allen Stationen räumlich versetzt waren. Gegenüber den Ergebnissen für räumliche Noniusversetzung in (2a.) waren die Ergebnisse an den ersten 5 Stationen wesentlich niedriger (Abb. 14). In (2a.) wurden die Schwellen kontinuierlich niedriger und näherten sich an der 6. und 7. Position den in (2d.) erzielten Schwellen. Die Versuchsanordnung an der 7. Position ist bei (2a.) und (2d.)identisch. Auch die gemessenen Schwellenwerte zeigen nur eine minimale Differenz.

Bei interpolativer Noniusversetzung (Abb. 10a,b) konnte an der ersten Station von keiner der 6 Versuchspersonen eine Versetzung erkannt werden. Einige Probanden bemerkten ein Flackern. (Ein Segment wurde gegenüber dem anderen zeitlich verzögert, aber am selben Ort gezeigt.) Erst an der zweiten Station wurde die zeitliche Verzögerung als Versetzung erkannt. Durch die Aufeinanderfolge der Noniusstriche an zwei Positionen entsteht ein Bewegungseindruck, dieser ist offensichtlich nötig, um die zeitliche Verzögerung als räumliche Versetzung wahrzunehmen. Die höchste Schwelle wurde an der zweiten Station gemessen (14o Winkelsekunden), die niedrigste an der letzten Station (61,5 Winkelsekunden), dazwischen nahmen die Schwellen kontinuierlich ab. Der Standardfehler der mittleren Schwellenwerte betrug maximal 25%.
Im Vergleich zur räumlichen Noniusversetzung bei

ansonsten gleichem Versuchsgang waren alle Schwellenwerte wesentlich höher (Abb. 14). Außerdem konnte bei der räumlichen Art der Versetzung die erste Station gut erkannt werden.
Gegenüber den Ergebnissen für zeitliche Versetzung in (2a.) waren die Schwellen in (2d.) zunächst höher (2.,3.,4.,Position), näherten sich dann an und sind schließlich an der letzten Station niedriger, obwohl an der letzten Position in (2a.) und (2d.) identische Versuchsbedingungen herrschen.

Einer Versuchsperson haben wir zeitlich versetzte Noniussegmente zuerst an der ersten Position, dann an der ersten und zweiten Position, schließlich an der ersten, zweiten und dritten Position, usw., gezeigt. Alle dargebotenen Noniussegmente waren interpolativ versetzt.
Die Abb. 12 zeigt die Ergebnisse im Vergleich zu den anderen Resultaten dieser Versuchsperson. Auch hier kann die erste Position nicht erkannt werden. Die höchste Schwelle wurde mit 4o,8 Winkelsekunden an der zweiten Station gemessen. Am Ende (7.Position) wurde mit 13,2 Winkelsekunden die niedrigste Schwelle gemessen. Die Schwellenwerte nehmen kontinuierlich ab.
Die Schwellen dieser Versuchsperson lagen auch in den anderen Teilversuchen unter den Durchschnittswerten. Zum Vergleich sind die Ergebnisse anderer Teilversuche eingezeichnet. Wenn alle gezeigten Balken auch versetzt waren, so ergaben sich wesentlich bessere Resultate als wenn viele Balken gezeigt wurden, aber nur einzelne versetzt waren.

2.e. Bei dieser Versuchsreihe zeigten wir nur die obere Reihe der Noniussegmente (Abb. 1.d.). Es mußte erkannt werden, ob ein Strich gegenüber den anderen regelmäßig

angeordneten Strichen nach links oder nach rechts versetzt war. Aus der Versetzung resultiert eine Unregelmäßigkeit in der wahrgenommenen Bewegung. Wir wollten feststellen, wie gut diese Unregelmäßigkeit erkannt wird und in welcher Größenordnung die Schwellen liegen, um zu beurteilen, ob dieser Effekt eine Rolle bei den anderen Versuchen spielte.

Erst nach einiger Übung konnten unsere Probanden sicher beurteilen, ob ein Balken vor- oder zurückversetzt war. In Abb. 11a,b sehen wir, daß an der ersten Position die Versetzung gegenüber den anderen Strichen der gleichen Reihe am schlechtesten erkannt wurde, die Schwelle lag bei 241,5 Winkelsekunden. Eine Versuchsperson konnte die erste Position auch bei sehr großer Vor- oder Zurückversetzung nicht zuverlässig beurteilen, sie erreichte die 83% Schwelle nicht. An der zweiten Position war die durchschnittliche Schwelle schon wesentlich niedriger. Dann fielen die Werte weiter leicht ab, bis an der fünften Station die niedrigste Schwelle mit 83 Winkelsekunden erreicht wurde. Zum Schluß stiegen die Schwellenwerte wieder an, an der letzten Position betrug die Schwelle 100 Winkelsekunden. Die Standardabweichung der Mittelwerte betrug höchstens 20%.

Vergleicht man die Resultate mit denen für zeitliche Versetzung (2a.; Abb. 14), so stellt man fest, daß alle Schwellen bei der jetzigen Versuchsanordnung geringfügig höher lagen. An der ersten Station ist dieser Unterschied am deutlichsten. Da die Differenz der Schwellenwerte für zeitliche Noniusversetzung bzw. für die durch die Versetzung entstehende Unregelmäßigkeit der Balkenreihe nicht ausgeprägt ist, machten wir einen Paarvergleich (Abb 17) für die jeweiligen Schwellenwerte aller Versuchspersonen. 5 Probanden nahmen an beiden Versuchsreihen teil. Eine

Versuchsperson, die beim Erkennen der Noniusversetzung weit höhere Schwellen erzielte als der Durchschnitt, konnte die unregelmäßig angeordnete Sequenz von Balken besser erkennen. Für einen Probanden kann nur an der ersten Station eine eindeutige Aussage gemacht werden. Er erkannte hier die Noniusversetzung deutlich besser.
2 Versuchspersonen konnten die Noniusversetzung an allen Stationen besser erkennen als die durch die Versetzung entstehende Unregelmäßigkeit der Balkenreihe. Eine weitere Versuchsperson erkannte die Unregelmäßigkeit in der Balkenreihe an der ersten Position überhaupt nicht. Im übrigen erkannte diese Person, außer an der ersten Station, die Noniusversetzung deutlich besser. Der Paarvergleich erlaubt keine eindeutige Schlußfolgerung, jedoch konnte von der Mehrzahl der Versuchspersonen an den meisten Stationen die Noniusversetzung besser beurteilt werden als die Unregelmäßigkeit der Balkenreihe (vgl. Diskussion).

2.f. Der oberen Segmentreihe wurde nun in der unteren Reihe nur ein Segment gegenübergestellt. Dieses einzelne Segment wurde gleichzeitig mit dem darüberliegenden Segment der oberen Reihe dargeboten. Das einzelne Segment war, verglichen mit dem darüberliegenden, nach links oder rechts versetzt (Abb. 1.e.). Diese Aufgabe wurde von allen 4 Probanden als besonders schwierig beurteilt. Subjektiv schien der einzelne untere Balken zunächst immer zurückversetzt. Mit der Zeit konnte man diesen Eindruck jedoch relativieren und beurteilen, ob der untere Balken vor- oder zurückversetzt war.
Die Schwellen für räumliche Versetzung (195 Winkelsekunden) und für zeitliche Versetzung (442 Winkelsekunden) sind weitaus höher als alle anderen räumlichen bzw. zeitlichen Schwellen, die wir gemessen

haben (Abb. 9a, 10a und 14).

3. Foveale Noniussehschärfe bei Bewegung mit konstanter Beschleunigung.

An den Versuchen nahmen 2 Versuchspersonen teil. Die Bewegung der Noniusmuster begann mit einer Geschwindigkeit von 0,2 Grad pro Sekunde und wurde dann bis zur Geschwindigkeit von 3,1 Grad pro Sekunde beschleunigt, bzw. eine Bewegung wurde von einer Geschwindigkeit von 3,1 auf eine von 0.2 Grad pro Sekunde abgebremst. Dies entspricht einer Be- bzw. Entschleunigung von 19,5 Grad pro Sekunde zum Quadrat bzw. -19,5 Grad pro Sekunde zum Quadrat. Der Abstand zwischen den Stationen war konstant 2,5 Winkelminuten.

Vorbemerkung

Wir haben die Schwellen für raum-zeitliche Interpolation an einzelnen Stationen gemessen. Das Ergebnis erhielten wir in Millisekunden. In der Formel Ds = v mal Dt ist Dt die zeitliche Verzögerung in Millisekunden, die wir als Schwellenwert erhielten und v die scheinbare Geschwindigkeit. Ds ist die dementsprechende räumliche Versetzung. Bei Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit ist v eindeutig bestimmt. Bei konstanter Beschleunigung nimmt die Geschwindigkeit jedoch ständig zu (siehe Abb. 15). Um die entsprechende räumliche Schwelle zu berechnen, bestimmten wir die Momentangeschwindigkeit zu dem Zeitpunkt, an dem das versetzte Segment dargeboten wurde. Nimmt man an, daß die Erkennung im Gehirn durch einen Interpolationsprozeß geschieht, so steht nicht eindeutig fest, ob für diesen Prozeß auch die Geschwindigkeit zum Zeitpunkt der Wahrnehmung verwendet

wird. Die Entwicklung der Geschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zeit haben wir im Schaubild 15 ebenfalls aufgetragen, um dies zu verdeutlichen. Dem Erkennungsprozeß kann man also nicht eindeutig jeweils eine Geschwindigkeit zuordnen, deshalb haben wir die Schwellenwerte in Sehwinkelsekunden und auch in Millisekunden aufgetragen.

Vorversuche

Bei orientierenden Vorversuchen stellten wir fest, daß die raum-zeitliche Interpolation empfindlicher auf große Geschwindigkeiten reagiert als die räumliche Noniussehschärfe.
Bei einer konstanten Geschwindigkeit von 3,1 Grad pro Sekunde lag die Schwelle, wenn alle Segmente gegeneinander versetzt waren, bei 20,3 Winkelsekunden. Bewegte sich das Muster mit einer Geschwindigkeit von 0,2 Grad pro Sekunde, so war nach der gesamten Darbietungszeit die zweite Station noch nicht erreicht. Es entstand kein Bewegungseindruck, folglich wurde bei zeitlicher Verzögerung auch keine Versetzung gesehen, Schwellen konnten nicht bestimmt werden.

Abb. 15 stellt die Schwellen bei positiv beschleunigter Bewegung dar. Betrachtet man die Schwellen in Winkelsekunden, so stellt man fest, daß am Anfang der Bewegung die niedrigste, am Ende die höchste Schwelle gemessen wurde. An der 2., 3. und 4. Position blieb die Schwelle ungefähr konstant, an den folgenden Positionen nahm sie wieder zu.
Als primäres Ergebnis erhielt man die Verzögerung der Segmente relativ zu einander in Millisekunden. An der ersten Station wurde die Verzögerung erst bei sehr hohen Werten erkannt. Die Schwellen nehmen bis zur 4.

Station ab, die momentane Geschwindigkeit beträgt hier 2,2 Grad pro Sekunde. Bei höheren Geschwindigkeiten nehmen die Schwellen erneut zu.

Bei negativer Beschleunigung ergaben sich die Resultate der Abb. 16. Drücken wir die Schwelle in Winkelsekunden aus, so erhalten wir abnehmende Werte für niedriger werdende Mustergeschwindigkeit. Wenn wir die Werte in Millisekunden betrachten, so stellen wir fest, daß die Werte von der 1. bis zur 4. Position abfallen, hier beträgt die Geschwindigkeit 1,8 Grad pro Sekunde. Dann steigen die Schwellen wieder an. Die Schwellenwerte sind am Anfang (3,1 Grad pro Sekunde) und am Ende (0,2 Grad pro Sekunde) fast gleich groß.

Für die Geschwindigkeit v = 3,1 Grad pro Sekunde ergaben sich annähernd gleiche Schwellen (in Millisekunden bzw. Winkelsekunden) bei positiver und negativer Beschleunigung (Abb. 15 und Abb. 16).
Beträgt die Mustergeschwindigkeit 0,2 Grad pro Sekunde, so wird die Versetzung am Ende (negative Beschleunigung) besser erkannt als am Anfang (positive Beschleunigung). Betrachten wir die Schwellen in Millisekunden, dann stellen wir fest, daß sie für die Geschwindigkeit v = 0,2 Grad pro Sekunde, unabhängig von der Position, wesentlich niedriger liegen als für die Geschwindigkeit v = 3,1 Grad pro Sekunde.

DISKUSSION

1. Einfluß von Gesichtsfeldort und Reizorientierung

Braddick (1984) weist auf die Bedeutung der Unterschiede zwischen peripherer und fovealer Wahrnehmung hin. Er glaubt, daß sie eventuell einen wichtigen Schlüssel darstellen für die Deutung der Mechanismen, die der sehr guten Positionsauflösung beim Noniussehen und anderen Sehleistungen zugrunde liegen.

Kurze Zusammenfassung unserer Versuchsergebnisse

Die Noniusmuster wurden mit einer konstanten Geschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde dargeboten. Der Versetzungseindruck entstand durch zeitliche Verzögerung (raum-zeitliche Interpolation).

- Die Noniussehzeichen wurden am besten in der Fovea erkannt.
- Von der Fovea zur Peripherie hin nahmen die Schwellen zu.
- Für vertikal orientierte Sehzeichen nahmen die Schwellen nasal stärker zu als temporal, es bestand eine deutliche nasotemporale Asymmetrie. Bei 3o Grad nasal lag die durchschnittliche Schwelle 1,6-fach höher als temporal.
- Horizontal orientierte Muster wurden nasal und temporal gleich gut erkannt.
- 3o Grad unten im Gesichtsfeld wurden vertikal orientierte Sehzeichen besser erkannt als horizontal orientierte.
- 2o Grad oben im Gesichtsfeld bestand kein deutlicher Unterschied zwischen vertikal und horizontal orientierten Noniusmustern. Die Ergebnisse waren

wesentlich besser als bei 3o Grad unten.
- 45 bzw. 135 Grad schräg orientierte Muster konnten nur bei 3o Grad nasal und unten im Gesichtsfeld erkannt werden. An allen anderen von uns geprüften Gesichtsfeldorten wurden sie, auch bei großer Versetzung nicht erkannt.

Die Wahrnehmung der Noniussehzeichen in der Peripherie mußte zuerst geübt werden. In orientierenden Vorversuchen stellten wir fest, daß die räumliche Versetzung bei stationären Noniussehzeichen nicht erkannt wurde, wenn die Muster 3o Grad peripher von der Fovea präsentiert wurden (vgl. Hoogerheide 1964).
Bei unserer Anordnung konnten schräg orientierte Sehzeichen peripher nur bei 3o Grad nasal und unten erkannt werden, dies entspricht einem Gesichtsfeldmeridian von 45-225 Grad. Hier waren die Muster also zur Fovea hin gerichtet bzw. senkrecht dazu. Aulhorn und Voges (1953) untersuchten die Gesichtsfeldausdehnung für verschieden orientierte, unbewegte Streifenmuster. Sie stellten fest, daß 45 bzw. 135 Grad schräg orientierte Muster nicht so weit peripher wahrgenommen werden können wie vertikal oder horizontal orientierte Muster. Die von ihnen gefundene Vorzugsausdehnung für schräg orientierte Muster lag im 3o-21o Grad Meridian bzw. im 15o-33o Grad Meridian.
In der Fovea wurden schräg orientierte Sehzeichen schlechter erkannt als vertikal oder horizontal orientierte. Westheimer und Mc Kee (1975) beobachteten, daß schräg orientierte Musterbewegungen nur bis 1 Grad pro Sekunde toleriert werden, darüber nimmt die Erkennungsleistung schon wesentlich ab.
Bei unseren Versuchen bemerkten wir, daß die Ergebnisse 2o Grad oberhalb der Fovea wesentlich besser sind als 3o Grad unterhalb. Außerdem stellten wir, wie Fahle

(1986), fest, daß bei 3o Grad unten mit vertikal orientierten Sehzeichen bessere Ergebnisse erzielt wurden als mit horizontal orientierten.

3o Grad nasal von der Fovea wurden horizontal orientierte Sehzeichen am besten erkannt. Diese Ergebnisse stützen die Hypothese, daß zur Fovea hin orientierte Reize besser gesehen werden. Rovamo et al. (1982) sowie Fahle und Braitenberg (1983) wiesen dies für die Krümmungsdetektion und Gittererkennung nach.

3o Grad temporal und 2o Grad oben im Gesichtsfeld wurden jeweils horizontal und vertikal orientierte Noniussehzeichen fast gleich gut erkannt. 3o Grad nasal und unten wurden schräg orientierte Muster zwar gut erkannt , für vertikale Orientierung war das Ergebnis aber besser. Diese Ergebnisse stimmen nicht mit der oben formulierten Hypothese überein. An einigen Gesichtsfeldorten wurden nämlich zur Fovea hin orientierte Reize und senkrecht zu dieser Richtung orientierte Reize gleich gut erkannt.

Van Essen und Maunsell (1983) gehen davon aus, daß die Analyse der visuellen Umwelt, darunter die Bewegungsanalyse in verschiedenen hierarchisch organisierten Zentren des visuellen Kortex stattfindet. Dort gibt es vermutlich richtungsselektive Zellen, die mit rezeptiven Feldern verschiedener Ausdehnung, je nach Position in der Hierarchie, in Verbindung stehen. Van Essen nimmt an, daß schon in den rezeptiven Feldern bestimmte Richtungen bevorzugt werden.

Der Abfall der Sehschärfe mit zunehmender Exzentrizität ist ein gut dokumentiertes Phänomen (Wertheim 1894; Westheimer 1982). Fahle und Schmidt (1985) stellten bei ihren Versuchen zur Sehschärfe und zur Lichtunterschiedsempfindlichkeit ebenfalls einen Abfall der Sehleistung zur Peripherie hin fest. Bei starker Exzentrizität bemerkten sie eine leichte nasotemporale

Asymmetrie zugunsten der temporalen Gesichtsfeldhälfte. In Übereinstimmung mit den Untersuchungen von Fahle und Schmidt (1985) zur Noniussehschärfe zeigen unsere Ergebnisse für die interpolative Noniussehschärfe in der Peripherie eine stärker ausgeprägte nasotemporale Asymmetrie, die temporale Gesichtsfeldhälfte ist auch hier überlegen. Jedoch hängt diese Asymmetrie von der Orientierung der gezeigten Noniusmuster ab, sie gilt nur für vertikal orientierte Sehzeichen.

Vergleichen wir die Zunahme der Schwellenwerte für Sehschärfe und Lichtunterschiedsempfindlichkeit (Fahle und Schmidt 1985) bei zunehmender Exzentrizität mit unseren Ergebnissen für die Noniussehschärfe, so stellen wir fest, daß die Schwellen für die Noniussehschärfe wesentlich schneller ansteigen. Dies wurde auch von Westheimer (1982) und Fahle (1984) für die Noniussehschärfe und andere Sehleistungen mit guter relativer Positionsauflösung festgestellt.

Aus der Anatomie der Retina, der Ganglienzellen bzw. des Kortex ergeben sich einige Analogien. Zwar hat die Retina eine annähernd rotationssymmetrische Form, jedoch ist der durchschnittliche Abstand der Photorezeptorzellen auf der nasalen Retinahälfte, die der temporalen Gesichtsfeldhälfte entspricht, geringfügig kleiner, als auf der temporalen Retinahälfte (Osterberg 1935). Für die retinalen Ganglienzellen ist dieser Verteilungsunterschied noch deutlicher (Stone und Johnston 1981). Am stärksten ist die nasotemporale Asymmetrie, wenn man die Repräsentation der Gesichtsfeldhälften im Kortex betrachtet. Die ipsilaterale Projektion ist beim Affen peripher vom blinden Fleck stark reduziert; das heißt, die meisten Zellen der Schicht 4c sind mit dem kontralateralen Auge verbunden, dementsprechend sind die okulären Dominanzsäulen des ipsilateralen Auges weit schmäler als

die des Auges der Gegenseite (Le Vay et al. 1984). Die meisten Zellen in Schicht 4c der Area 17 erhalten also Informationen aus der nasalen Retina. Diese Analogie zur Asymmetrie in der Noniuswahrnehmung deutet darauf hin, daß es sich um einen kortikalen Prozeß handelt und daß Area 17 eine wichtige Rolle für die überaus gute Noniussehleistung spielt (Barlow 1979). Eine Repräsentation der äußeren Welt auf kleinerem Raum (das heißt in weniger Neuronen) in den okulären Dominanzsäulen bedeutet zugleich eine geringere Auflösung, das heißt die Distanzen der Außenwelt werden in horizontaler Richtung verkürzt. Dies muß jedoch nicht unbedingt gleichzeitig in vertikaler Richtung geschehen (Braitenberg 1984; Hubel und Wiesel 1977). Die richtungsabhängige nasotemporale Asymmetrie wäre somit einfach zu erklären. In der nasalen Gesichtsfeldhälfte wird die horizontale Versetzung zwischen vertikal orientierten Noniusstrichen schlechter erkannt, da Distanzen in dieser Richtung aufgrund der geringeren kortikalen Repräsentation ja geschrumpft sind.
Ob die Zusammenhänge zwischen psychophysiologischen Ergebnissen und Histologie bzw. Neurophysiologie des visuellen Systems ursächlich zusammenhängen, kann noch nicht entgültig entschieden werden.

2. Foveale Noniussehschärfe bei Bewegung mit konstanter Beschleunigung bzw. konstanter Geschwindigkeit

Fahle und Poggio (1981) stellten bei ihren Experimenten zur Noniussehschärfe von bewegten Mustern fest, daß es für jeden Stationsabstand eine bestimmte, konstante Mustergeschwindigkeit gibt, bei der die Noniusversetzung am besten erkannt wird. Sie vermuteten, daß es

verschiedene Klassen von rezeptiven Feldern gibt, die jeweils auf eine bestimmte Geschwindigkeit spezialisiert sind. Die rezeptiven Felder unterscheiden sich in der Größe. Wahrscheinlich ist der Durchmesser der rezeptiven Felder für niedrige Geschwindigkeit wesentlich kleiner als der Durchmesser der rezeptiven Felder für hohe Geschwindigkeit. Eine weitere Verschiedenheit liegt wahrscheinlich in ihrem unterschiedlichen Interpolationsvermögen und in ihrem zeitlichen Auflösungsvermögen (Fahle, persönliche Mitteilung).

Betrachtung unserer Ergebnisse bei konstant beschleunigter Musterbewegung

Wir wollten prüfen, wie unser visuelles System auf Bewegung mit konstanter Beschleunigung reagiert. Bei konstanter Beschleunigung ändert sich die Geschwindigkeit ständig. Es wäre interessant zu wissen, ob die Interpolationsmechanismen auch für beschleunigte Bewegung zuverlässig funktionieren. Die Ergebnisse würden Rückschlüsse zulassen auf die Organisation der rezeptiven Felder und die Art der Analyse der weitergeleiteten Informationen.
Bei unseren ersten Versuchen wählten wir eine bestimmte räumliche oder zeitliche Versetzung der Noniussegmente. Die Noniussegmente waren an allen Stationen gegeneinander versetzt. Bei beschleunigter Bewegung entstand jedoch kein konstanter Versetzungseindruck. Bei grösseren Geschwindigkeiten erschien die Versetzung grösser und war deshalb leichter zu erkennen. Leider waren die technischen Möglichkeiten unserer Apparatur begrenzt. Bei zunehmender Geschwindigkeit der Noniussehzeichen hätte sich die Versetzung der Segmente

gegeneinander ständig in Abhänigkeit von der Geschwindigkeit verkleinern müssen, dies war bei unserer Anordnung nicht möglich. Wir versetzten deshalb die Segmente nur an jeweils einer Station zeitlich gegeneinander. Alle anderen Segmentpaare waren nicht versetzt. Für jede Station lässt sich eine Momentangeschwindigkeit ermitteln. Somit kann man auch die Schwelle von Millisekunden in Winkelsekunden umrechnen.

Zuerst zeigten wir die Noniussehzeichen mit der Anfangsgeschwindigkeit bzw. der Endgeschwindigkeit der beschleunigten Bewegung, alle Segmente waren gegeneinander versetzt. Bei einer konstanten Mustergeschwindigkeit von 3,1 Grad pro Sekunde lag die durchschnittliche Schwelle bei 2o,3 Winkelsekunden. Bewegte sich das Muster mit o,2 Grad pro Sekunde, so wurde innerhalb der gesamten Darbietungszeit die zweite Station noch nicht erreicht, es entstand kein Bewegungseindruck. Die Versuchspersonen konnten ein leicht zeitlich verzögertes Flackern der Noniussegmente wahrnehmen, sie hatten jedoch keinen räumlichen Versetzungseindruck.

Dann waren die Noniussegmente nur an jeweils einer Station versetzt. Trägt man die Schwellenwerte auf, so zeigen sie einen anderen Verlauf, wenn man sie in Millisekunden aufträgt, als wenn man sie in Sehwinkelsekunden aufträgt. Bei der Berechnung der Schwellen in Sehwinkelsekunden geht nämlich die sich verändernde Momentangeschwindigkeit mit ein (Abb. 15,16). Betrachten wir die Schwellen in Sehwinkelsekunden, so stellen wir fest, daß bei positiver Beschleunigung mit zunehmender Geschwindigkeit auch die Schwellen zunehmen, wenn man von einem kleinen Plateau absieht. Bei negativer Beschleunigung nehmen die Schwellen mit abnehmender Geschwindigkeit ab. Bei

der Darstellung der Schwellenwerte in Millisekunden ergeben sich die niedrigsten Schwellen für positive und negative Beschleunigung im mittleren Geschwindigkeitsbereich (1,8 bis 2,6 Grad pro Sekunde). Betrug die Mustergeschwindigkeit o,2 Grad pro Sekunde, so waren die Schwellen an der letzten Position wesentlich niedriger als an der ersten Position. Zeigten wir nur die erste Position, die anderen Positionen aber nicht, so konnte keine Versetzung erkannt werden. Die Ergebnisse an der ersten Position erscheinen uns besonders interessant, denn während man die Segmente wahrnimmt, hat man noch keinen Bewegungseindruck, trotzdem nimmt man eine Versetzung wahr, wenn noch weitere nicht gegeneinander versetzte Striche gezeigt werden.
Wir stellten fest, daß die Vorgänge bei der Wahrnehmung beschleunigt bewegter Muster sehr schwierig zu deuten sind, bevor wir uns nicht darüber im Klaren sind, wie diese Effekte bei Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit aussehen.

Betrachtung unserer Ergebnisse bei konstanter Mustergeschwindigkeit

Die Scheinbewegung spielt bei all unseren Versuchen eine wichtige Rolle. Wird ein Muster nacheinander an einer Anzahl diskreter Positionen dargeboten, dann scheint es unter bestimmten Bedingungen nicht zu hüpfen, sondern sich kontinuierlich zu bewegen. Voraussetzung ist, daß die Positionen nicht zu weit voneinander entfernt sind und die Zeit zwischen den einzelnen Darbietungen nicht zu lang ist. Diese Art der Bewegungstäuschung wird auch in Film und Fernsehen ausgenutzt, wo aufeinanderfolgende unbewegte Bilder gezeigt werden.

Bei unseren Versuchen mit konstanter Mustergeschwindigkeit interessierte uns besonders wie Versetzungen an der ersten und an der letzten Station erkannt werden können.
Sind die Noniussehzeichen räumlich versetzt, so ist auch das auf die Netzhaut projizierte Bild der Segmente jeder einzelnen Station räumlich versetzt. Die Sequenz der Stationen verschmilzt zur Scheinbewegung, das heißt, die Einzelstationen können nicht mehr getrennt wahrgenommen werden. Bei der raum-zeitlichen Interpolation sind die Segmentpaare genau übereinander angeordnet. Das eine Segment wird gegenüber dem anderen nur zeitlich verzögert gezeigt, es existiert keine räumliche Versetzung. Deshalb enthält auch das auf der Netzhaut abgebildete Bild keinerlei räumliche Information. Trotzdem entsteht in unserer Wahrnehmung der subjektive Eindruck einer räumlichen Versetzung. Die Interpolation scheint dafür zu sorgen, daß während einer Scheinbewegung tatsächlich eine Art von "neuronaler Repräsentanz" des scheinbar bewegten Objekts von Station zu Station wandert (Fahle und Poggio 1981). Die räumlichen und zeitlichen Aktivitätsmuster zwischen den stroboskopisch erleuchteten Stationen werden also durch Interpolation rekonstruiert, dabei produzieren Zeit und Position austauschbare Effekte (Barlow 1979).
Wir untersuchten die Abhängigkeit der Interpolationsleistungen von einzelnen Parametern. Dabei veränderten wir Geschwindigkeit und Abstand der Noniussehzeichen. In einer Sequenz von nicht versetzten Noniussehzeichen zeigten wir an jeweils einer Position gegeneinander versetzte Noniusstriche und betrachteten die Schwellen in Abhängigkeit von der Position. Schließlich verglichen wir die Ergebnisse mit denen für klassische Noniussehschärfe.
Wir wollen unsere Ergebnisse für Noniusmuster, die sich

mit konstanter Geschwindigkeit bewegen,noch einmal kurz zusammenfassen. Zuerst die Versuche zur raum-zeitlichen Interpolation.

Das Noniusmuster bewegte sich mit einer Geschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde über 7 Stationen im Abstand von 2,5 Winkelminuten. Dann halbierten wir den Stationsabstand, bei gleicher Geschwindigkeit bewegten sich die Noniussehzeichen nun in derselben Zeit über 13 Stationen. Schließlich verdoppelten wir die Mustergeschwindigkeit, der Stationsabstand war wieder 2,5 Winkelminuten. In der gleichen Zeit bewegten sich die Noniusstriche doppelt so weit, das entspricht wiederum 13 Stationen. Außerdem führten wir Kontrollversuche durch, deren Ergebnisse wir unten noch eingehender erläutern.

Bei allen Versuchen zur raum-zeitlichen Interpolation ergeben sich ähnliche Charakteristika im Kurvenverlauf. War nur ein Segmentpaar versetzt und alle weiteren Segmentpaare waren nicht versetzt, so waren die durchschnittlichen Schwellenwerte bei Versetzung nur an der ersten Position am höchsten. Bei fast allen Versuchspersonen ist bei den oben genannten Versuchsreihen der Schwellenwert an der zweiten Position deutlich niedriger als an der ersten Position (Abb. 6b, 7b, 8b).

An der letzten Position steigen die durchschnittlichen Schwellen wieder an. Der Schwellenwert bleibt aber unter dem Durchschnittswert für die erste Position. Dies stimmt mit unseren Ergebnissen bei beschleunigter Bewegung überein. Denn auch hier waren die Schwellenwerte bei gleicher Mustergeschwindigkeit am Anfang der Bewegung höher als wenn die Bewegung mit dieser Geschwindigkeit aufhörte.

Wir betrachten nun die Trends zwischen vorletzter und letzter Position bei den einzelnen Versuchspersonen.

Bei der Mustergeschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde und einem Stationsabstand von 2,5 Winkelminuten ergibt sich für die letzte Position ein höherer Wert als für die vorletzte. Bei einem Probanden ist es umgekehrt. Bei halbem Stationsabstand ist der Trend eindeutig, alle Versuchspersonen hatten an der vorletzten Station ein besseres Ergebnis als an der letzten. War die Geschwindigkeit doppelt so groß, dann ergeben sich für drei Personen an der vorletzten Position niedrigere Schwellen als an der letzten Position, für die anderen drei Personen war das Resultat umgekehrt. Obwohl die durchschnittliche Schwelle hier etwas höher liegt, läßt sich also kein eindeutiger Trend festlegen.

Bei einem Kontrollversuch hörte die Bewegung mit der Geschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde jeweils mit dem versetzten Noniussegmentpaar auf. Dabei ergaben sich für die siebte und zugleich letzte Station dieselben Bedingungen wie oben bei einem Stationsabstand von 2,5 Winkelminuten. Die durchschnittliche Schwelle war jedoch niedriger als oben (vgl. Abb. 14). Dieser Wert spricht nicht für einen Anstieg an der letzten Position. Die Einzeltrends der Schwellenwerte der Probanden zwischen vorletzter und letzter Position können beim Kontrollexperiment nicht mit dem obigen Versuch verglichen werden, da an der vorletzten Station andere Bedingungen herrschen.

Zwischen der zweiten und der vorletzten Position blieben die Schwellenwerte bei raum-zeitlicher Interpolation relativ konstant.

Wenn die Bewegung nach der versetzten Station aufhört, so bedeutet dies bei Versetzung an der ersten Position, daß nur diese Station gezeigt wird. Bei raum-zeitlicher Interpolation konnte hier keine Schwelle bestimmt werden. Die zeitliche Versetzung der Segmente wird nur als Flackern wahrgenommen, aber es entsteht kein

räumlicher Versetzungseindruck. Umso erstaunlicher ist es, daß ein räumlicher Versetzungseindruck entsteht, sobald ein weiteres Segmentpaar gezeigt wird, selbst wenn seine Elemente weder räumlich noch zeitlich gegeneinander versetzt sind.

Der räumliche Versetzungseindruck bei raum-zeitlicher Interpolation hängt von der Bewegungsrichtung ab, er erscheint immer der Bewegung entgegengesetzt (Morgan 1976). Erst wenn mehr als eine Station gezeigt wird, entsteht ein Bewegungseindruck, dieser ist Voraussetzung für die Versetzungswahrnehmung (Burr 1979 a,b). Die Scheingeschwindigkeit kann nun vom Gehirn bestimmt und die scheinbare Versetzung interpoliert werden.

Betrachten wir noch einmal die Vorgänge an der ersten Position. Zuerst wird eine zeitliche Verzögerung registriert, erst einige Zeit später, an der zweiten Position entsteht ein Bewegungseindruck. Obwohl diese Informationen also nicht gleichzeitig wahrgenommen werden, müssen sie beide für den Interpolationsprozeß zur Verfügung stehen. Vermutlich funktioniert dieser Interpolationsprozeß aber besser, wenn beide Eindrücke gleichzeitig wahrgenommen werden. Dies wäre eine gute Erklärung dafür, daß Schwellenwerte an der ersten Position deutlich höher sind als an den folgenden Positionen.

Den eventuellen Anstieg an der letzten Position könnte man so interpretieren, daß es für die Genauigkeit dieses Interpolationsprozesses von Vorteil ist, wenn vor, während und nach der Wahrnehmung der Versetzungsinformation der Bewegungseindruck bestimmt werden kann. An der letzten Position fehlt der nachfolgende Bewegungseindruck, aber dies ist offensichtlich von weit geringerer Bedeutung, als die fehlende Bewegungsinformation an der ersten Position.

Es bleibt festzuhalten, daß scheinbar für die

Interpolation des Versetzungseindrucks Bewegungsinformationen verwendet werden können, die gleichzeitig, davor, oder danach wahrgenommen werden.
Laut Westheimer (1981) zeigen verschiedene Experimente an, daß retinale Reize über einer gewissen räumlichen Region und in einem bestimmten zeitlichen Intervall integriert werden können. Dieser Prozeß ist präzise genug, um eine extrem gute Positionsauflösung zu erhalten.
Bei doppelter Mustergeschwindigkeit liegen die Schwellen für raum-zeitliche Interpolation an den einzelnen Stationen wesentlich höher. Dieses Ergebnis stimmt mit Fahles und Poggios (1981) Beobachtungen bei einem Stationsabstand von 2,5 Winkelminuten überein.
Die Halbierung des Stationsabstandes hatte nur eine geringe Einwirkung auf die Schwellenwerte. Dies stimmt für diesen speziellen Fall ebenfalls mit Fahle und Poggio (1981) überein. Sie beschreiben jedoch, daß die Veränderung des Stationsabstandes in einer anderen Größenordnung sehr wohl einen Einfluß auf die Höhe der Schwellenwerte in Abhänigkeit von der Mustergeschwindigkeit hat.

Wir vergleichen nun die Ergebnisse von raum-zeitlicher Interpolation und räumlicher Noniusversetzung.
Bei einer Mustergeschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde und 2,5 Winkelminuten Stationsabstand werden die Schwellenwerte bei räumlicher Versetzung von der ersten bis zur letzten Station niedriger. Diese Tendenz ist an den beiden letzten Stationen besonders ausgeprägt. An den ersten fünf Stationen sind die Schwellen auf dem gleichen Niveau wie bei zeitlicher Versetzung. An der sechsten und siebten Station unterschieden sich die Schwellen sehr deutlich. Die Werte nehmen für räumliche Versetzung ab. Dies zeigt sich eindeutig, wenn man den

Verlauf der Schwellenwerte der einzelnen Versuchpersonen zwischen fünfter und sechster bzw. zwischen sechster und siebter Station betrachtet. Für zeitliche Versetzung nehmen die Schwellen am Ende zu (Abb. 13). Dieses Ergebnis deutet auf einen Unterschied der Wahrnehmung und Verarbeitung zeitlicher bzw. räumlicher Versetzungsinformation hin.

Die Ergebnisse eines Kontrollversuchs deuten in die gleiche Richtung. Wieder sind die Segmente nur an einer Position gegeneinander versetzt. Die Mustergeschwindigkeit beträgt 1,6 Grad pro Sekunde und der Stationsabstand 2,5 Winkelminuten. An den Positionen davor sind die Segmente nicht versetzt, nach der Position, an der die Versetzung gezeigt wird, hört die Bewegung auf.

Mit diesem Kontrollversuch wollten wir prüfen, ob in den anderen Versuchsreihen durch die folgenden, nicht gegeneinander versetzten, Noniusstriche Maskierungseffekte entstehen. Bei dieser Art der Darbietung ergaben sich für räumliche Noniusversetzung sehr niedrige Schwellenwerte, unabhänig von der Position der versetzten Station (Abb. 14). Wird nur an der ersten Station eine Versetzung gezeigt, so ist der Schwellenwert fast so niedrig, wie wenn an allen sieben Positionen eine räumliche Versetzung gezeigt wird. Westheimer und Mc Kee (1975) stellten bei ihrem "masked edge" Experiment, bei dem das erste und das letzte Segmentpaar einer Sequenz von Noniussehzeichen nicht versetzt war, ebenfalls keinen signifikanten Unterschied fest, im Vergleich zu dem Versuch, bei dem alle Noniussehzeichen versetzt waren.

Für einen starken Maskierungseffekt bei räumlicher Noniusversetzung spricht, daß der Schwellenwert mehr als fünf mal so hoch ist, wenn sechs weitere nicht versetzte Noniussehzeichen folgen. Der Maskierungseffekt scheint

nicht so stark zu sein, wenn weniger gleichgesetzte Noniusstriche folgen. Denn die Schwellenwerte des Kontrollversuchs und des Experiments mit nachfolgenden, nicht versetzten Segmentstrichen nähern sich immer mehr an, je weniger Positionen auf die versetzte Station folgen.

Nun erzeugten wir die Versetzung der Noniussegmente durch raum-zeitliche Interpolation. Im übrigen blieben die Bedingungen gleich wie beim obigen Kontrollexperiment. Die Noniussegmente waren nur an einer Position gegeneinander versetzt, nach dem versetzt gezeigten Segmentpaar hörte die Bewegung jeweils auf. Wurde nur ein Noniussegmentpaar an der ersten Position zeitlich verzögert gezeigt, so entstand kein räumlicher Versetzungseindruck, es konnte keine Schwelle bestimmt werden.

Ab der zweiten Position hat man einen Bewegungseindruck und erkennt die zeitliche Verzögerung als räumliche Versetzung. Die Schwellen, die wir an den ersten sechs Stationen bestimmten, liegen höher als wenn unversetzte Noniuszeichen folgen. An der siebten Station ist das Ergebnis etwas besser.

Burr (1979 a) zeigte nur zwei aufeinanderfolgende zeitlich versetzte Noniussehzeichen. Für die schlechten Ergebnisse im Vergleich zur Darbietung derselben Zeichen nach einer Folge von mehreren unversetzten Strichen, macht er den geringen Bewegungseindruck verantwortlich, der entsteht, wenn nur zwei Stationen gezeigt werden.

Bei der raum-zeitlichen Interpolation wird das Ergebnis also durch weitere unversetzte Striche verbessert. Vermutlich entsteht dadurch ein stärkerer Bewegungseindruck. Die Wahrnehmung der Scheinbewegung ist, wie wir schon mehrfach feststellten, die entscheidende Voraussetzung dafür, daß zeitlich gegeneinander verzögerte Noniussehzeichen als räumlich

versetzt gesehen werden. Im Gegensatz zur raum-zeitlichen Interpolation kommt es bei der räumlichen Versetzung durch weitere nicht versetzte Noniussegmente zu einer starken Maskierung des Versetzungseindrucks. Die Ergebnisse sind wesentlich schlechter, wenn nicht versetzte Noniussehzeichen folgen.

Die Schwellenwerte liegen, wenn die Noniussegmente nur an einer Position gegeneinander versetzt sind, wesentlich höher als wenn an allen Positionen eine Versetzung gezeigt wird. Deshalb machten wir uns darüber Gedanken, ob es überhaupt die Noniusversetzung ist, die erkannt wird. Wir führten zwei weitere Kontrollexperimente durch, die uns darüber Klarheit verschaffen sollten.

Als erstes wollten wir wissen, welche Rolle die durch die zeitliche Versetzung entstehende Unregelmäßigkeit in der wahrgenommenen Bewegung spielt. Deshalb zeigten wir nur die obere Reihe der Noniussegmente, die Mustergeschwindigkeit betrug 1,6 Grad pro Sekunde, der Stationsabstand 2,5 Winkelminuten. Die Probanden mußten entscheiden, ob ein Balken gegenüber den anderen regelmäßig angeordneten Balken in Bewegungsrichtung oder dagegen versetzt war. Als Ergebnis dieser Versuchsreihe erhielten wir durchschnittliche Schwellenwerte, die alle über den Durchschnittswerten für raum-zeitliche Noniusversetzung lagen.Die Differenz ist jedoch nur an der ersten Station deutlich ausgeprägt, deshalb machten wir einen Paarvergleich. Wir verglichen die Schwellen jeder Versuchsperson an jeder einzelnen Station miteinander (Abb. 17). Zwei Versuchspersonen konnten die Noniusversetzung an allen Stationen besser erkennen als die, durch die Versetzung entstehende

Unregelmäßigkeit der Balkenreihe. Eine andere Versuchsperson erkannte die Unregelmäßigkeit in der Balkenreihe an der ersten Position überhaupt nicht. Sonst wurde von dieser Person, außer an einer Station, die Noniusversetzung deutlich besser wahrgenommen als die Unregelmäßigkeit der Versetzung. Bei einem Probanden kann nur für die erste Station eine eindeutige Aussage gemacht werden. Hier wurde die Noniusversetzung wesentlich besser erkannt. Eine weitere Versuchsperson, deren Schwellenwerte für die Noniusversetzung weit höher waren als der Durchschnitt, erreichte beim Erkennen der unregelmäßig angeordneten Sequenz von Balken bessere Werte. Der Paarvergleich fiel also nicht eindeutig aus, deutet aber darauf hin, daß das Erkennen der Versetzung der Noniussehzeichen entscheidend ist für die Höhe der Schwellenwerte, die wir bestimmten.

Als zweites Kontrollexperiment stellten wir der oberen Segmentreihe in der unteren Reihe nur ein Segment gegenüber. Dieses Segment wurde gleichzeitig mit dem darüberliegenden Segment der oberen Reihe dargeboten. Das einzelne Segment war, verglichen mit dem darüberliegenden nach links oder rechts versetzt. Da nur der untere Balken gegenüber dem oberen versetzt war, war die Sequenz von Strichen in der oberen Reihe regelmäßig angeordnet. Es mußte also die Noniusversetzung des unteren relativ zum oberen Segment erkannt werden.
Die Schwellenwerte, die wir für räumliche bzw. zeitliche Versetzung erhielten, waren die höchsten, die wir für die entsprechende Art der Versetzung gemessen haben.
Die Aufgabe wurde auch subjektiv als schwierig empfunden. Durch die Sequenz von Balken in der oberen Reihe entsteht der Eindruck einer kontinuierlichen

Bewegung. Offensichtlich ist es aber beim räumlichen und zeitlichen Typ der Versetzung äußerst schwierig, den unten sehr kurz gezeigten, unbewegten Balken mit dem oberen, scheinbewegten Balken zu vergleichen.
Der Vergleich der Schwellen bei räumlicher und zeitlicher Versetzung zeigt, daß die Schwellenwerte für zeitliche Versetzung vier mal höher sind als für räumliche. Wird ein Noniussegmentpaar bei räumlicher Versetzung nur an einer Station, also unbewegt, gezeigt, so ist die Schwelle zirka 2o mal niedriger als beim obigen Kontrollversuch.
Westheimer und Mc Kee (1979) führten im Rahmen ihrer Forschungsarbeiten zum Vergleich von Noniussehen und räumlichem Sehen einen ähnlichen Versuch durch. Bei ihnen war der untere Vergleichsbalken jedoch während des gesamten Bewegungsablaufs in der oberen Reihe beleuchtet, die Geschwindigkeit betrug ein Grad pro Sekunde. Sie bestimmten nur Schwellen für räumlich versetzte Noniusstriche. Ihre Schwellenwerte lagen durchschnittlich bei loo Winkelsekunden und waren damit nur halb so groß wie unsere, aber zehn mal höher als unsere Ergebnisse für ein stehendes Noniussegmentpaar. Die Versetzung kann folglich etwas besser erkannt werden, wenn der stehende Vergleichsbalken länger belichtet ist.
Es scheint für den kortikalen Interpolationsprozess sehr schwierig zu sein, stehende und scheinbewegte Zeichen miteinander zu vergleichen, gleichgültig ob sie räumlich, oder durch raum-zeitliche Interpolation gegeneinander versetzt sind.

Um unsere Ergebnisse mit einzelnen versetzten Noniussegmentpaaren in Beziehung zu setzen, bestimmten wir bei allen Versuchsreihen auch die Schwellen für die Bedingung, daß die Noniussehzeichen an allen Stationen

gegeneinander versetzt sind. Dabei lagen die Schwellen generell wesentlich niedriger.

Die Genauigkeit, mit der die Noniusversetzung bei raum-zeitlicher Interpolation wahrgenommen wird, ist erstaunlich. Bei einer Mustergeschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde und einem Stationsabstand von 2,5 Winkelminuten lag der durchschnittliche Schwellenwert bei 18,2 Winkelsekunden. Als wir den Stationsabstand halbierten, veränderte sich der Schwellenmittelwert kaum (2o,2 Winkelsekunden). Bei doppelter Geschwindigkeit und einem Stationsabstand von 2,5 Winkelminuten lag die Schwelle im Mittel bei 25,5 Winkelsekunden und damit höher als bei einer Geschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde (Vgl. Fahle, Poggio 1981).

Unser visuelles System besitzt eine gut entwickelte zeitliche Interpolationsfähigkeit, das heißt, es ist in der Lage die Position eines Objekts als beinahe kontinuierliche Funktion der Zeit zu repräsentieren, sogar wenn das Bild nur an diskreten Positionen zu verschiedenen Augenblicken gezeigt wird (Barlow 1979). Dies geschieht durch interpolative Rekonstruktion des Aktivitätsmusters, so, wie es zwischen zwei diskreten Positionen gewesen wäre (Morgan 1976). Bei der Rekonstruktion können offensichtlich Informationen miteinbezogen werden, die nicht unbedingt zur gleichen Zeit zur Verfügung stehen müssen. Deshalb ist es auch verständlich, daß zeitliche Versetzung an der ersten Station mit dem Bewegungseindruck, der erst an der zweiten Station entsteht, verknüpft werden kann. Dennoch funktioniert der Interpoaltionsprozeß am besten, wenn alle Informationen gleichzeitig verfügbar sind.

Die durchschnittliche Schwelle für die räumliche Noniuswahrnehmung lag bei einer Versetzung von nur 1o,2 Winkelsekunden, wenn die Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad

pro Sekunde betrug und die Stationen wieder 2,5 Winkelminuten voneinander entfernt waren. Dieser niedrige Durchschnittswert (einzelne Schwellen liegen noch erheblich darunter) ist erstaunlich, wenn man die Grenzen des räumlichen Auflösungsvermögens bedenkt.
Zuerst spielt die Begrenzung durch die Qualität der optischen Medien des Auges eine Rolle. Punkte der Außenwelt werden auf der Netzhaut nicht als Punkte, sondern als kleine Zerstreuungskreise abgebildet. Der Durchmesser dieser Zerstreungskreise beträgt zirka 4o Winkelsekunden, wenn man als Grenze die Entfernung vom Mittelpunkt nimmt, an der die Helligkeit auf die Hälfte ihres Wertes am Kreismittelpunkt abgefallen ist (Halbwertsbreite: Gubisch 1967).
Nähern sich zwei Punkte der Außenwelt bis auf weniger als 4o Winkelsekunden, dann hat ihre Abbildung nur noch einen einzigen Helligkeitsgipfel, die Punkte sind miteinander verschmolzen und können durch keinen, wie auch immer gearteten, neuronalen Mechanismus wieder getrennt werden.
Auf der nächsten Ebene ist das räumliche Auflösungsvermögen durch die Dichte des Rasters der Photorezeptoren begrenzt. Um zwei Punkte der Außenwelt noch getrennt auflösen zu können, muß sich zwischen den beiden Rezeptoren, auf denen die jeweiligen Helligkeitsmaxima liegen, noch ein Rezeptor befinden, auf dem eine meßbar geringere Gesamthelligkeit liegt. Der Abstand der Photorezeptoren in der Fovea beträgt 3o Winkelsekunden (Rodieck 1973). Somit ist das räumliche Auflösungsvermögen der Netzhaut auf 3o-4o Sehwinkelsekunden begrenzt, das entspricht einem Visus von zirka 1,75.
Die Zerstreuungskurven, die durch Brechung im optischen Apparat des Auges entstehen, haben zur Folge, daß das Bild selbst kleinster Punkte oder dünnster Linien immer

mehrere Photorezeptoren reizt. Die Information der einzelnen Rezeptoren gewinnt auf der Ebene der Ganglienzellen durch gegenseitige Hemmung einen größeren Kontrast. Dann wird die Information zum Kortex weitergeleitet. Dort können die Signale aus einzelnen Rezeptorzellen so miteinander verrechnet werden, daß die Versetzung der Noniusstriche um den Bruchteil eines Rezeptorzelldurchmessers, selbst bei Bewegung erkannt wird.

Voraussetzung für die hohe Positionsauflösung ist, daß sich die Zerstreuungskurven der Noniussegmente nicht überlappen. In unserer Versuchsanordnung besteht deshalb ein vertikaler Abstand von einer Winkelminute zwischen den Segmenten, dadurch kann die horizontale Versetzung prinzipiell mit beliebiger Genauigkeit bestimmt werden (Westheimer 1976).

Das Abtastheorem der Informationstheorie (Shannon 1948) bietet einen mathematischen Ansatz, um die Grundlagen der Interpolation zu verstehen. Danach kann ein beliebiges Signal unter bestimmten Bedingungen mit beliebiger Genauigkeit rekonstruiert werden, wenn es zuerst gefiltert und dann gerastert abgetastet wird. Das optische Signal wird von den brechenden Medien des Auges gefiltert, dabei kann nur ein bestimmter Frequenzbereich passieren (Bandpassfilter; Crick, Marr, Poggio 1981). Die vorgefilterte Information wird nun durch das Raster der Sehzellen abgetastet. Über das Corpus geniculatum laterale gelangt die Sehstrahlung in Schicht 4c der Area 17. Diese Schicht besteht aus extrem dicht gepackten Zellen. Dort sind zirka hundert mal mehr Zellen vorhanden als hereinkommende Axone. Dadurch ist eine extrem feinkörnige Version des retinalen Bildes erzeugbar. Die fünf bis zehnfache Verbesserung der Auflösung, die so entsteht, wäre eine Erklärung für die sehr gute Noniussehschärfe (Barlow

1979).

Funktionell beruht die Rekonstruktion des Retinabildes vermutlich auf einem Interpolationsprozeß. Dieser Prozeß funktioniert nicht nur für räumlich , sondern auch für zeitlich versetzte Noniussehzeichen, außerdem für kontinuierlich bewegte und für scheinbewegte Muster. Die Versuche von Morgan (1976) und Burr (1979a,b) zeigen, daß Zeit und Raum austauschbare Effekte erzeugen können. Bei der Interpolation werden also beide Faktoren integrativ miteinbezogen. Die Ergebnisse der beiden Typen der Noniusversetzung zeigen aber unterschiedliche Charakteristika. Dies wäre unter der Annahme, daß es verschiedene, voneinander getrennte übertragungskanäle für raum-zeitliche Frequenzen gibt, gut zu erklären.

In unseren Versuchen konnten wir zeigen, daß der neuronale Prozeß auf zeitliche und räumliche Noniusversetzung verschieden anspricht. Wir konnten einige Charakteristika herausarbeiten. Die Ergebnisse sollen dazu beitragen, den aktiven Interpolationsprozeß bei räumlicher und raum-zeitlicher Interpolation aufzuklären und zu verstehen.

Fahle (1986) nimmt an, daß der Interpolationsprozeß weitgehend linear ist und wahrscheinlich durch raum-zeitliche Filterung erreicht wird. Um diese wichtige Hypothese zu überprüfen, wäre es nötig, weitere Versuche bei beschleunigter Musterbewegung zu machen, um zu sehen, ob der aktive Interpolationsprozeß beschleunigte Bewegungen analysieren kann und die Ergebnisse mit denen für konstante Mustergeschwindigkeit zu vergleichen.

ZUSAMMENFASSUNG

Auf einem Monitor wurden Noniussehzeichen an verschiedenen, dicht nebeneinander liegenden Orten kurz nacheinander dargeboten. Bei den Versuchspersonen entstand dadurch ein Bewegungseindruck. Noniussehzeichen bestehen aus 2 senkrecht übereinander angeordneten Balken. Wurden die Balken eines Sehzeichens zeitlich versetzt dargeboten, wurde der später dargebotene Balken durch eine raum-zeitliche Interpolation des Gehirns als räumlich zurückversetzt gegenüber dem zuerst dargebotenen beurteilt, obwohl objektiv keine räumliche Versetzung bestand.

Wir haben die raum-zeitliche Interpolation im Zentrum und in der Peripherie des Gesichtsfeldes mittels bewegter Noniussehzeichen untersucht und mit der klassischen Noniussehschärfe verglichen, um den Erkennungsprozeß beim Noniussehen näher zu charakterisieren.

Die Schwellen der klassischen Noniuswahrnehmung hängen nicht nur vom Gesichtsfeldort, sondern auch von der Reizorientierung ab. Von der Fovea zur Peripherie hin nehmen die Schwellen zu. In der Peripherie werden zur Fovea hin orientierte Muster am besten erkannt. Bei höherer Exzentrizität stellten wir für vertikal orientierte Noniussehzeichen eine deutliche naso-temporale Asymmetrie fest, temporal liegen die Schwellen niedriger.

Es ergeben sich Analogien zur Struktur und Organisation des visuellen Cortex.

Bei fovealer Darbietung können Noniusversetzungen erkannt werden, weit unter dem Durchmesser einer Rezeptorzelle, wenn die Noniussegmente an allen Positionen gegeneinander versetzt sind. Wird die

Noniusversetzung nur an einzelnen Stationen gezeigt, so sind die Schwellen wesentlich höher. Der Unterschied ist für raum-zeitliche Interpolation deutlicher als für Noniussehschärfe.

Im Gegensatz zur räumlichen Noniusversetzung reagiert die raum-zeitliche Interpolation empfindlich auf höhere Mustergeschwindigkeit und große Stationsabstände.

Die Schwellen hängen bei interpolativer Noniussehschärfe von der Position innerhalb der Bewegungssequenz ab, an der die Versetzung gezeigt wird. Am Anfang sind die Schwellen am höchsten, in der Mitte am niedrigsten, am Ende steigen sie leicht an.

Während die Versetzung durch weitere, nicht versetzte Zeichen bei der Noniussehschärfe maskiert wird, werden die Schwellen bei raum-zeitlicher Interpolation durch den bei längeren Musterzeilen deutlicher ausgeprägten Bewegungseindruck niedriger.

Vermutlich wird das retinale Bild im visuellen Cortex durch einen Interpolationsprozeß rekonstruiert. Dabei können Raum und Zeit in begrenztem Rahmen austauschbare Effekte erzeugen. Wir konnten in unseren Versuchen zeigen, daß dieser neuronale Prozeß auf zeitliche und räumliche Noniusversetzung verschieden anspricht. Dieses Ergebnis stützt die Annahme, daß es verschiedene, voneinander getrennte Übertragungskanäle für raum-zeitliche Frequenzen gibt.

ABBILDUNGEN

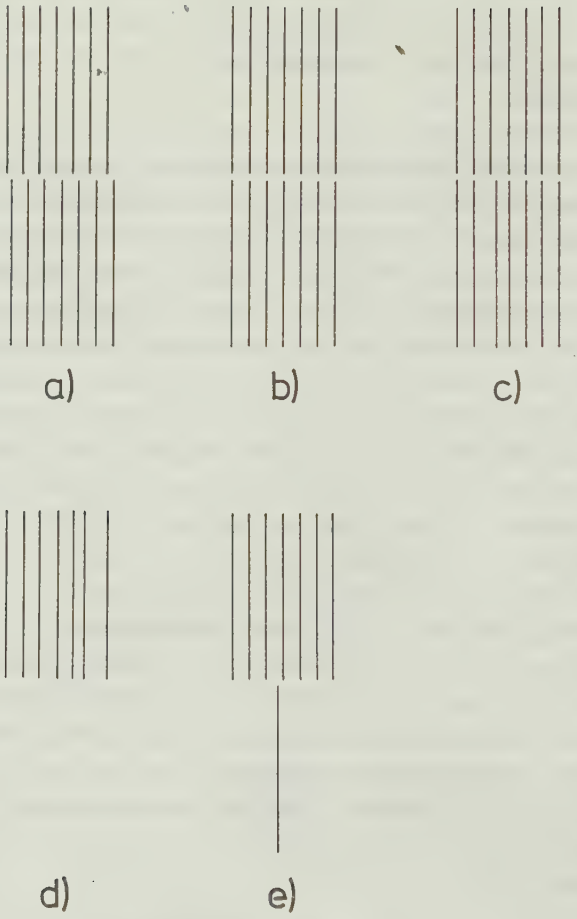


Abb. 1: Photographie des Monitors ergibt folgende Bilder:
a) räumliche Versetzung aller Noniussegmentpaare gegeneinander
b) raum-zeitliche Interpolation
c) räumliche Noniusversetzung nur eines Segmentpaares (z.B. an der 3. Station)
d) eine Balkenreihe
e) ein Vergleichsbalken unten gegenüber der oberen Balkenreihe

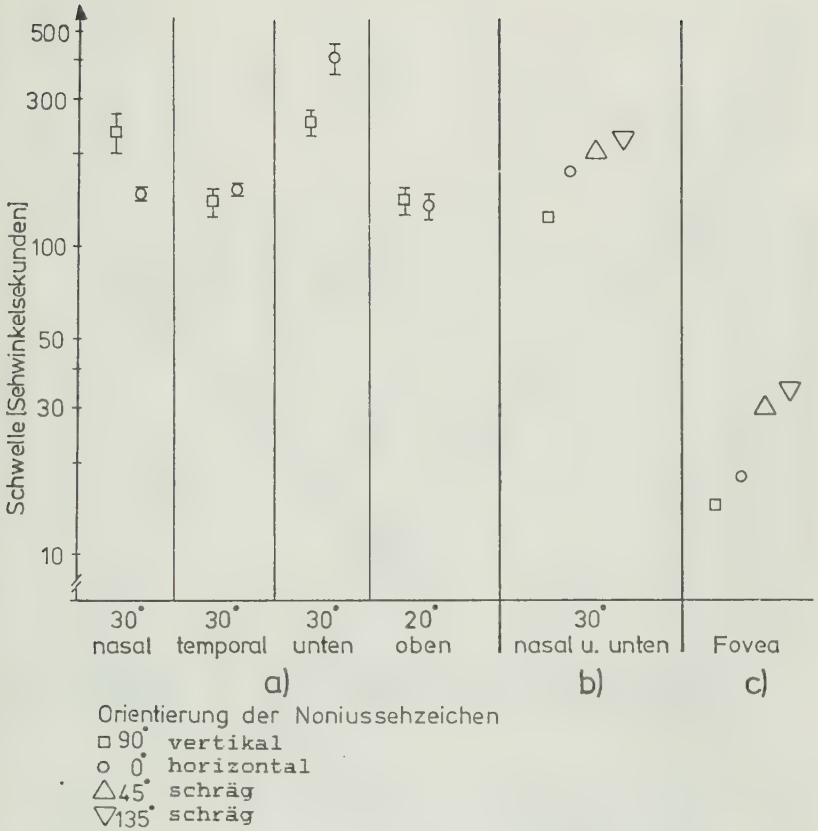


Abb. 2: Durchschnittliche Schwellenwerte (75% richtige Antworten) und Standardfehler für Darbietung von verschieden orientierten Noniussehzeichen an verschiedenen Gesichtsfeldorten. An den Versuchen (a) nahmen 4 Versuchspersonen teil. 30 Grad nasal und unten (b) ermittelten wir die Schwellen von 2 Probanden. Foveal (c) wurden beide Augen einer Versuchsperson einzeln geprüft. Das Noniusmuster bewegte sich immer mit einer Geschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde, der Stationsabstand betrug 2,5 Winkelminuten. Noniusversetzung durch raum-zeitliche Interpolation.

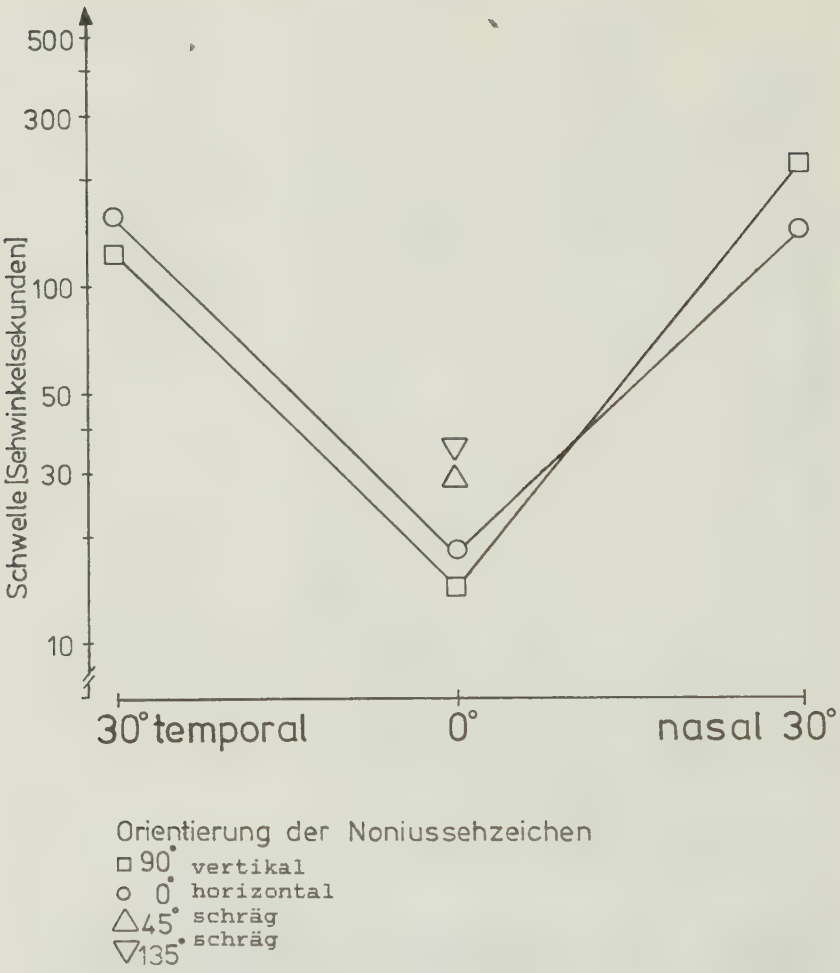


Abb. 3: Durchschnittliche Schwellenwerte (75% richtige Antworten) einer Versuchsperson. Darbietung foveal und 30 Grad nasal bzw. temporal bei verschiedener Orientierung der Noniussehzeichen. Die Noniusversetzung entstand durch raum-zeitliche Interpolation. Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten.

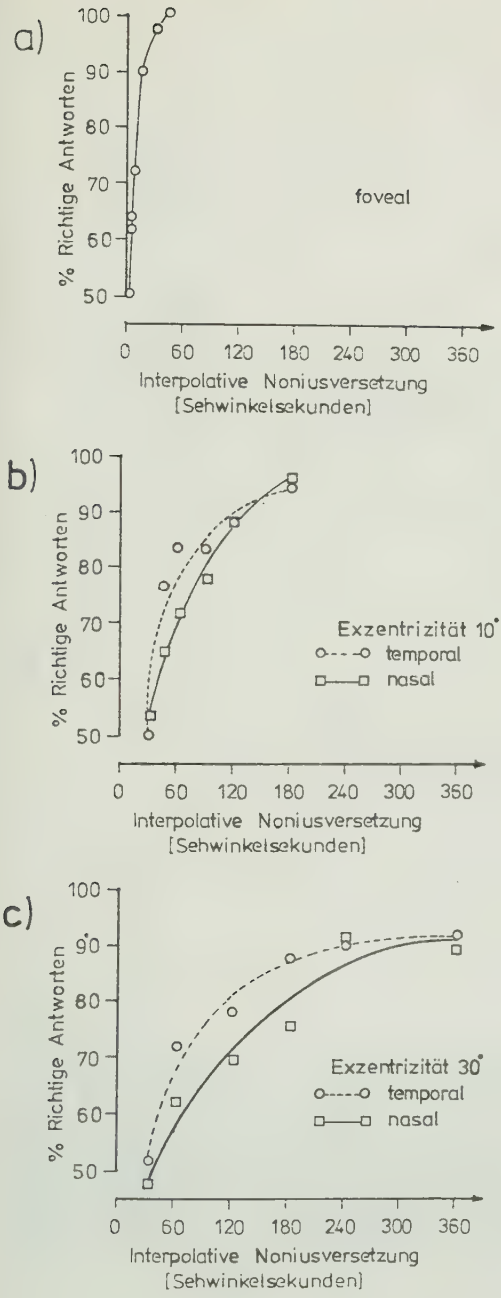


Abb. 4: Abhängigkeit des Antwortverhaltens von der Noniusversetzung: typische psychometrische Funktion für die interpolative Noniussehschärfe bei Prüfung in der Fovea, 10 bzw. 30 Grad nasal und temporal. Bei einem Stationsabstand von 2,5 Winkelminuten bewegte sich das Sehzeichen mit einer Mustergeschwindigkeit von 1,6 Grad pro Sekunde.

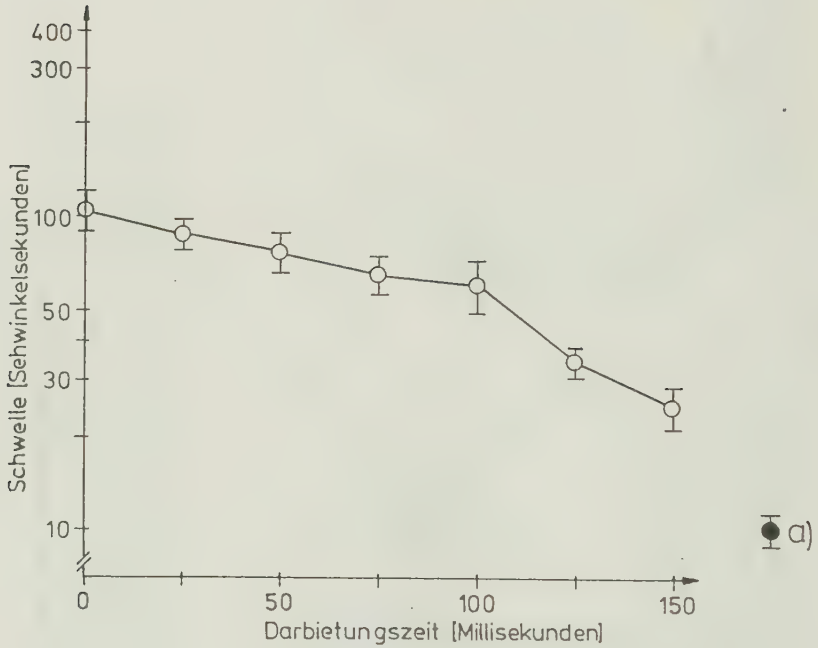
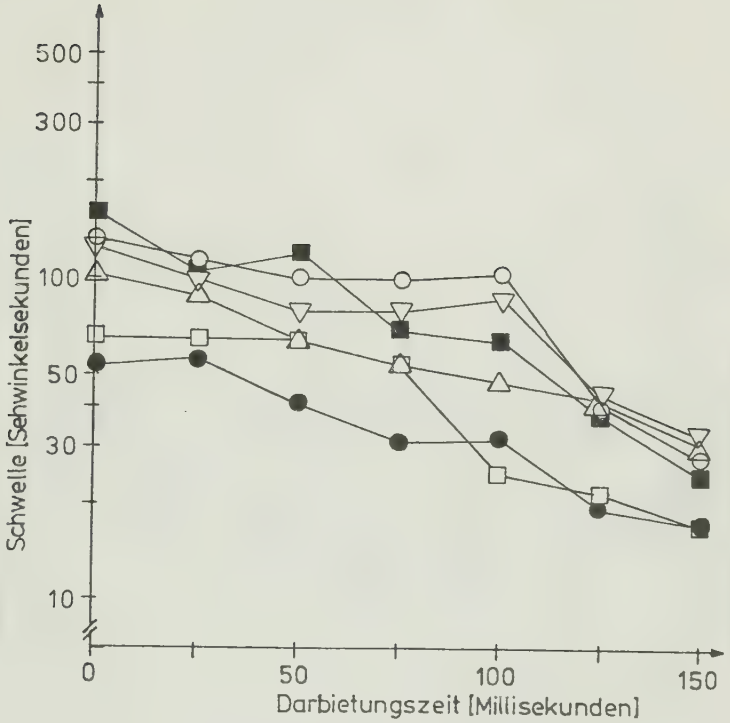


Abb. 5a: Klassische Noniussehschärfe. Mittelwerte der Schwellen (83% richtige Antworten) und Standardfehler von 6 Versuchspersonen. Die leeren Kreise zeigen die Ergebnisse für räumliche Noniusversetzung an jeweils nur einer der sieben Stationen. Die durchschnittliche Schwelle, wenn alle Noniussegmentpaare gegeneinander versetzt sind, wird durch den ausgefüllten Kreis (a) symbolisiert. Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten.



Versuchspersonen

- ○ T. F.
- ● O. D.
- □ M. F.
- ■ A. F.
- ▽ G. A.
- △ G. M.

Abb. 5b: Klassische Noniussehschärfe. Durchschnittliche Schwellenwerte der einzelnen Versuchspersonen. Für jeden Abbildungspunkt wurden mindestens 100 Messungen pro Versuchsperson durchgeführt. Versuchsbedingungen siehe 5a.

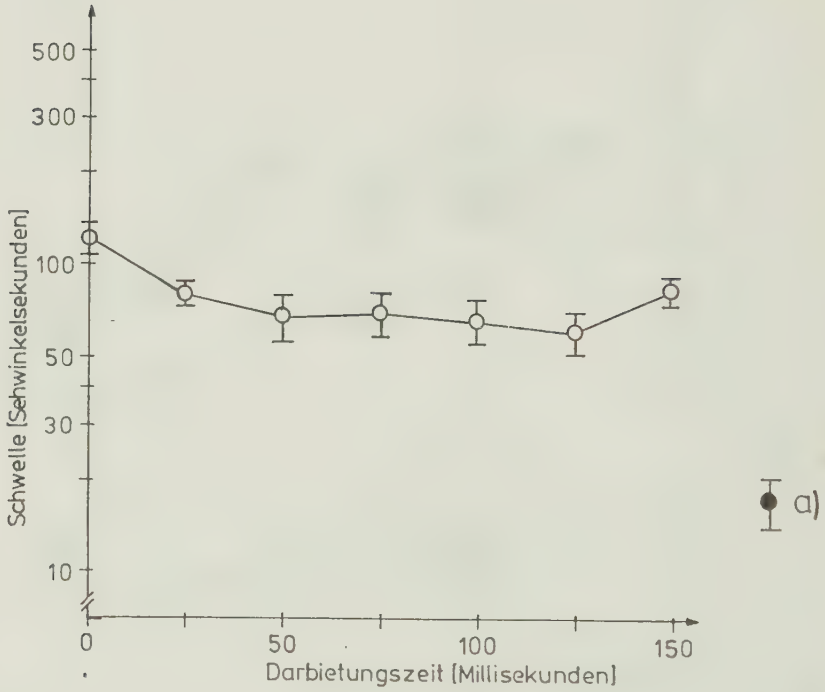


Abb. 6a: Interpolative Noniussehschärfe. Durchschnittliche Schwellenwerte (83% richtige Antworten) und Standardfehler von 6 Versuchspersonen. Die leeren Kreise zeigen die Ergebnisse für Versetzung durch zeitliche Verzögerung an jeweils nur einer der sieben Stationen. Der ausgefüllte Kreis (a) zeigt den Schwellenwert für Versetzung an jeder Station. Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten.

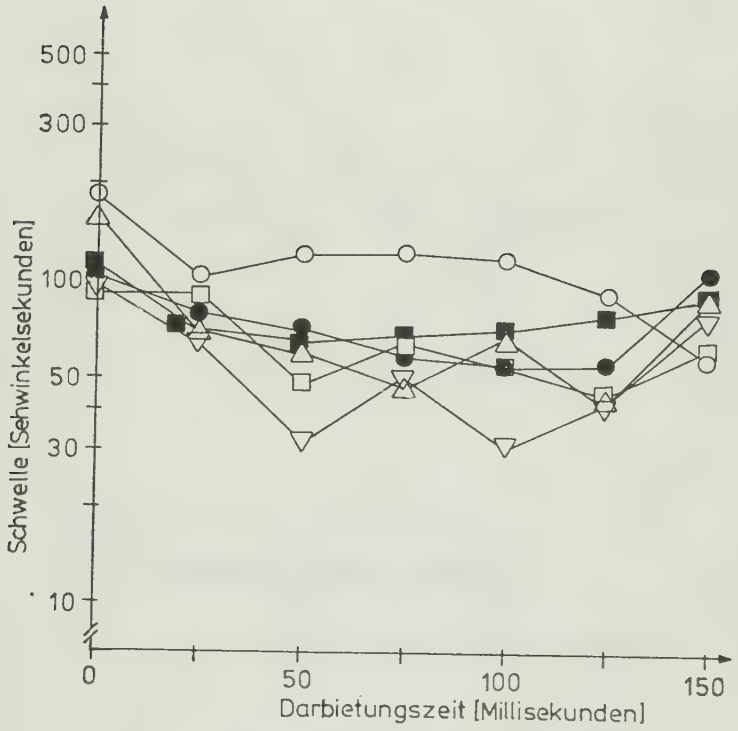


Abb. 6b: Interpolative Noniussehschärfe. Durchschnittliche Ergebnisse der einzelnen Versuchspersonen. Die Schwellen beruhen auf mindestens 100 Messungen pro Station bei jedem Probanden. Versuchsbedingungen siehe 6a.

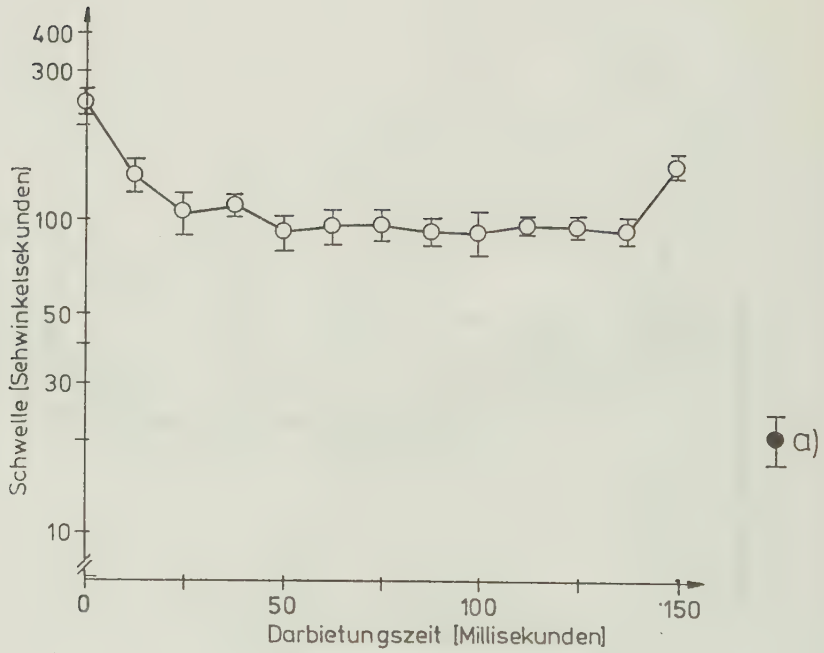


Abb. 7a: Interpolative Noniussehschärfe. Mittelwerte der Schwellen (83% richtige Antworten) und Standardfehler von 6 Versuchspersonen. Die leeren Kreise zeigen die Resultate für Versetzung an jeweils einer der 13 Stationen. Der ausgefüllte Kreis (a) zeigt das Ergebnis für Versetzung an allen Stationen. Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand nur 1,25 Winkelminuten!

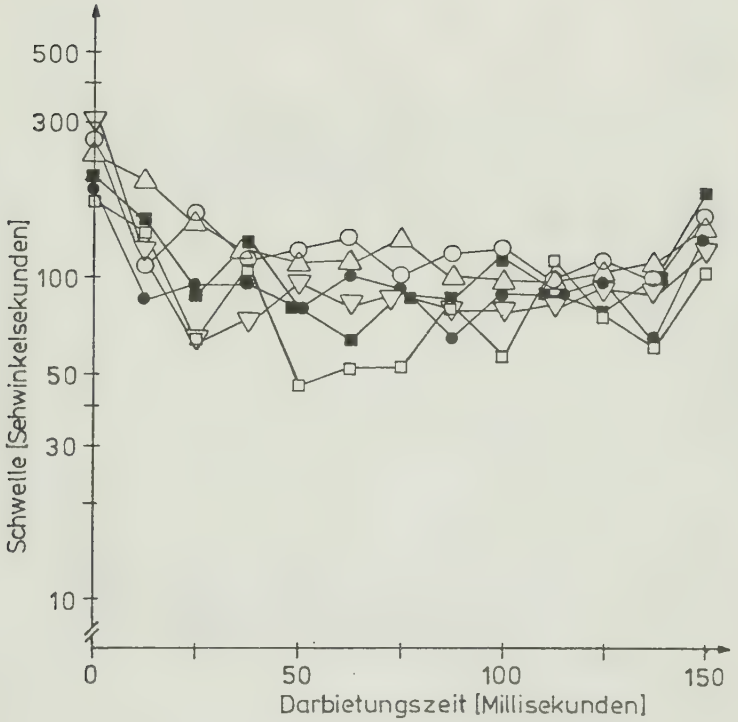


Abb. 7b: Mittelwerte der Schwellen der einzelnen Versuchspersonen. Jeder Punkt steht für mindestens 100 Messungen pro Versuchsperson. Versuchsbedingungen siehe 7a.

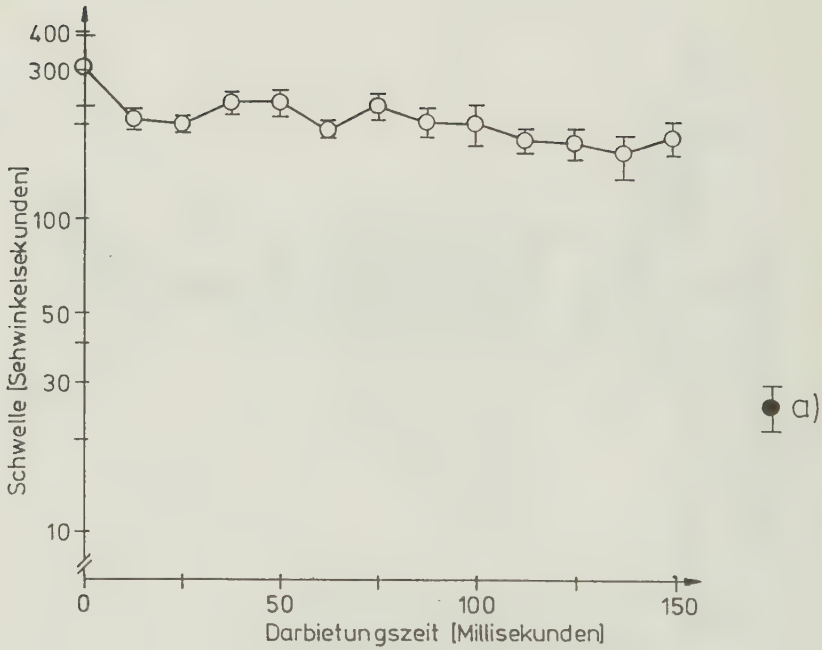


Abb. 8a: Interpolative Noniussehschärfe. Durchschnittliche Schwellenwerte (83% richtige Antworten) und Standardfehler von 6 Versuchspersonen. Die leeren Kreise symbolisieren die Ergebnisse für Versetzung an jeweils nur einer der 13 Stationen. Versetzung an allen Stationen wird durch den ausgefüllten Kreis (a) symbolisiert. Stationsabstand 2,5 Winkelminuten, Mustergeschwindigkeit 3,2 Grad pro Sekunde!

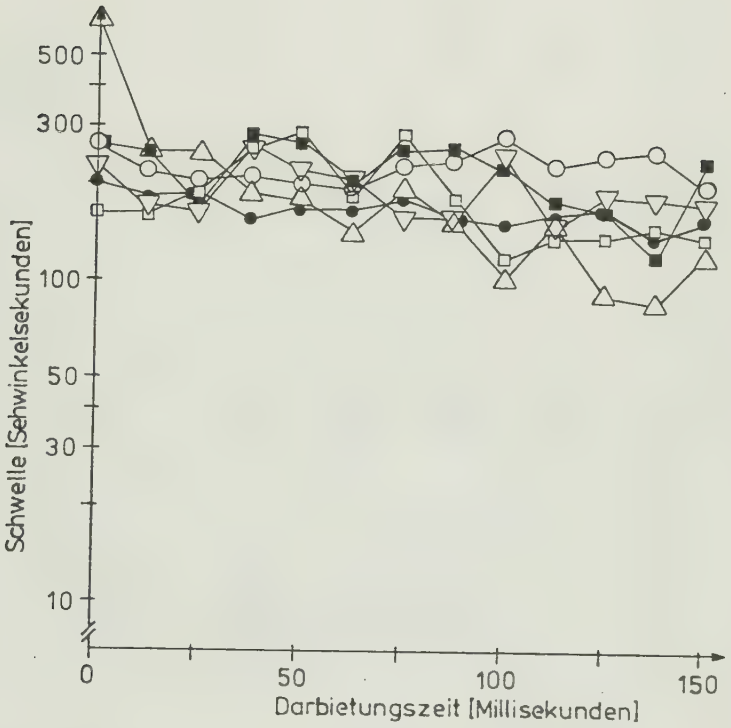


Abb. 8b: Interpolative Noniussehschärfe. Mittelwerte der Schwellen der einzelnen Probanden. An jeder Station wurden pro Versuchsperson mindestens 100 Messungen durchgeführt. Versuchsbedingungen siehe 8a.

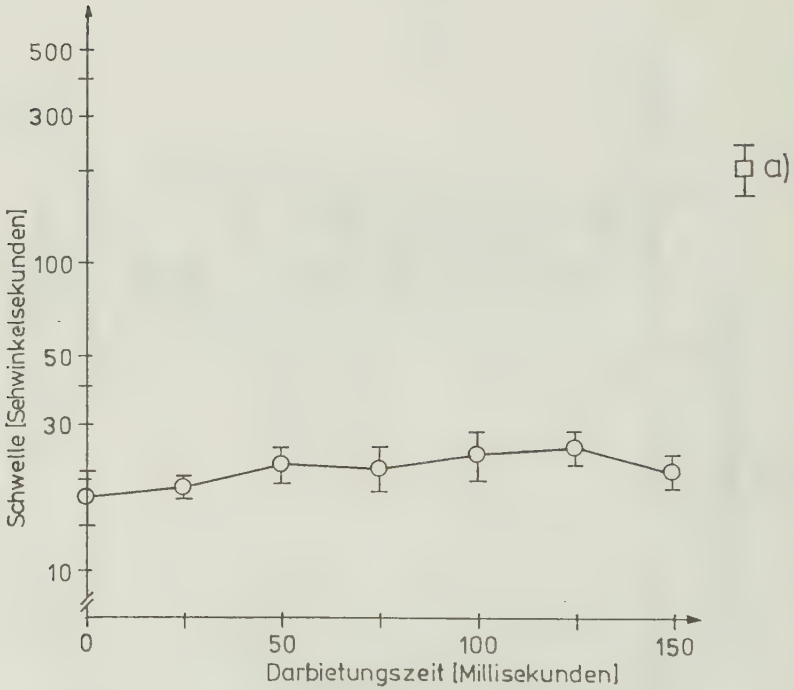


Abb. 9a: Klassische Noniussehschärfe. Durchschnittliche Schwellenwerte (83% richtige Antworten) und Standardfehler von 4 Versuchspersonen. Die Noniussegmente waren nur an einer Station räumlich gegeneinander versetzt. Die Musterbewegung hörte jedoch jeweils nach der versetzt gezeigten Station auf. Die Kreise symbolisieren die Ergebnisse. Das Quadrat (a) zeigt den mittleren Schwellenwert und den Standardfehler eines Kontrollversuchs. Der oberen Segmentreihe wurde unten nur das mittlere von 7 Segmenten gegenübergestellt. Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten.

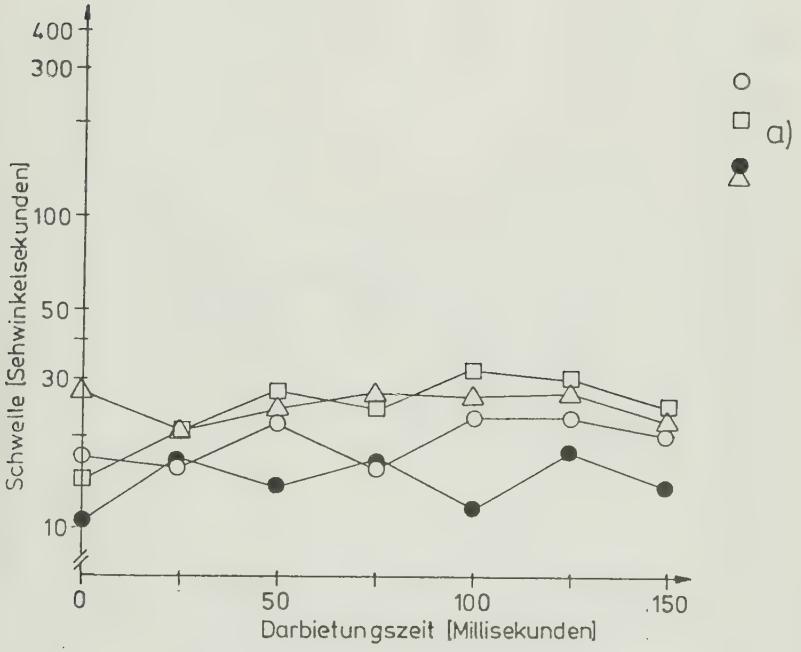


Abb. 9b: Klassische Noniussehschärfe. Durchschnittliche Ergebnisse der einzelnen Versuchspersonen unter den in 9a beschriebenen Versuchsbedingungen. Pro Station und Proband wurden mindestens 100 Messungen durchgeführt.

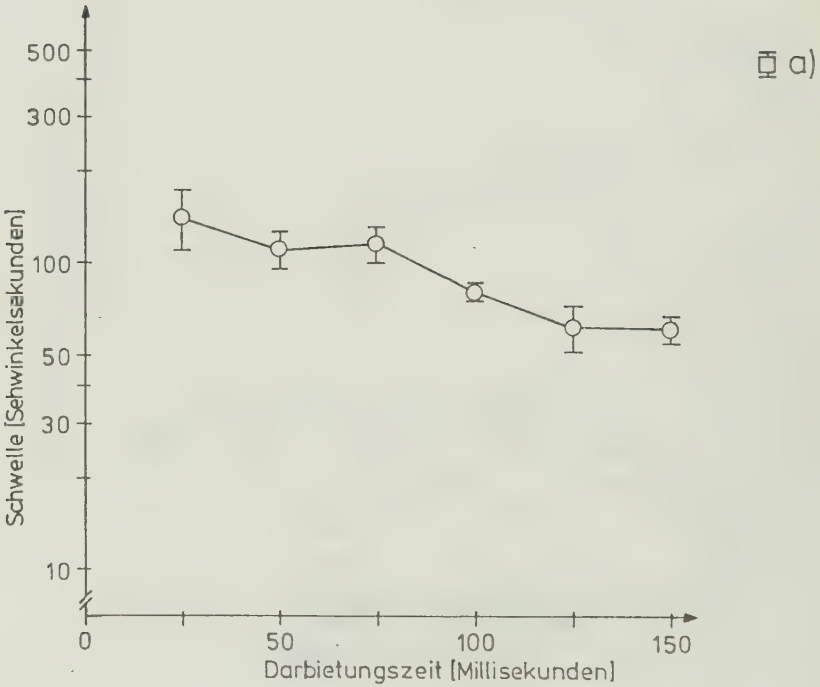


Abb. 10a: Interpolative Noniussehschärfe. Mittelwerte der Schwellen (83% richtige Antworten) und Standardfehler. Die Kreise zeigen die Ergebnisse von 6 Versuchspersonen. Es war nur eines der 7 Noniussegmentpaare durch raum-zeitliche Interpolation versetzt. Nach dem versetzt gezeigten Noniussegmentpaar hört die Bewegung auf. Das Quadrat (a) zeigt den durchschnittlichen Schwellenwert und den Standardfehler von 4 Probanden für die Bedingung, daß der oberen Balkenreihe unten nur der mittlere von 7 Balken gegenübergestellt wird. Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten.

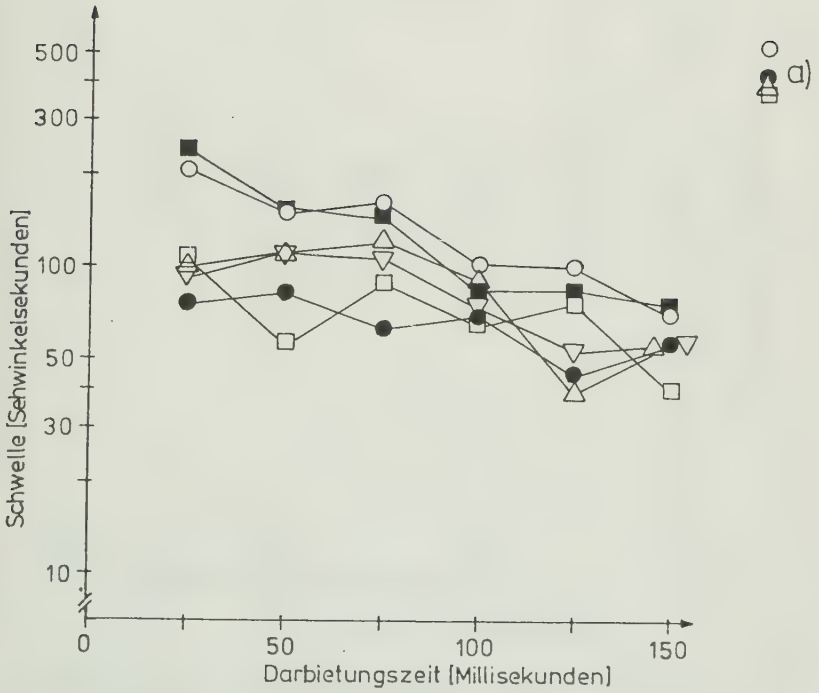


Abb. 10b: Interpolative Noniussehschärfe. Mittelwerte der Schwellen der einzelnen Probanden. Jeder Punkt der Abbildung beruht auf mindestens 100 Messungen pro Versuchsperson. Versuchsbedingungen siehe Abb. 10a.

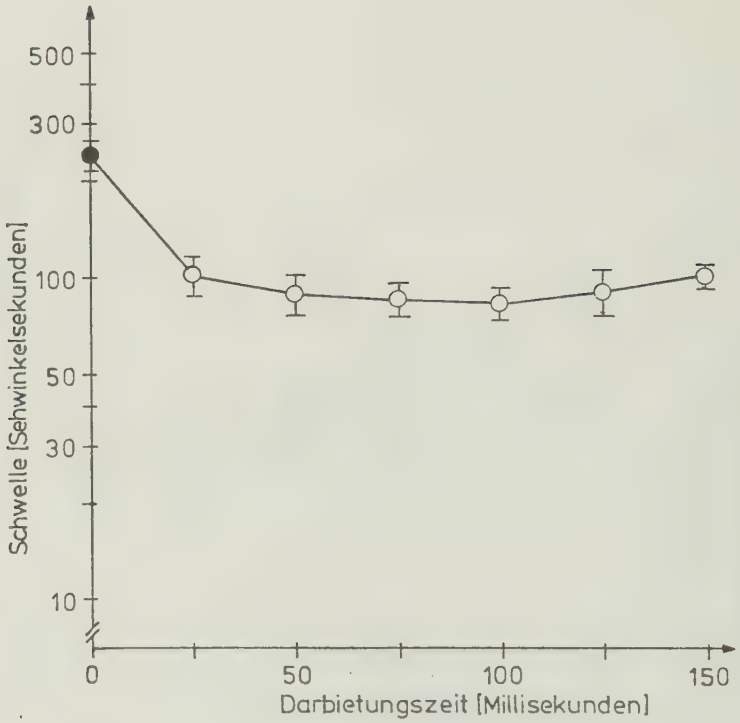


Abb. 11a: Balkenreihe, Versetzung durch raum-zeitliche Interpolation. Durchschnittliche Schwellenwerte (83% richtige Antworten) und Standardfehler von 6 Versuchspersonen. Es wurde nur die obere Reihe der Noniussegmente gezeigt. Die Probanden mußten erkennen, ob ein Strich gegenüber den anderen 6 regelmäßig angeordneten Strichen nach links oder nach rechts versetzt war. Eine Versuchsperson konnte die Unregelmäßigkeit in der Versetzung an der ersten Station überhaupt nicht erkennen (ausgefüllter Kreis). Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten.

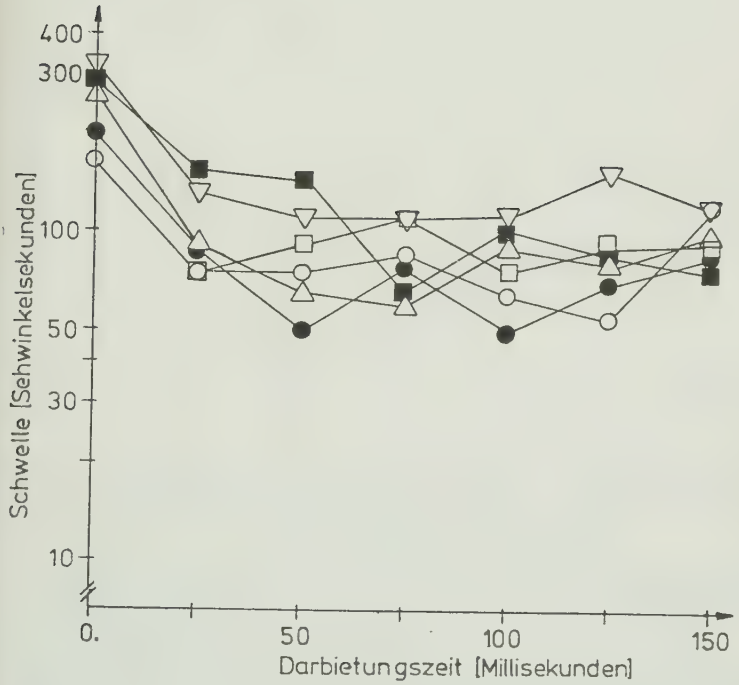


Abb. 11b: Balkenreihe, Versetzung durch raum-zeitliche Interpolation. Mittelwerte der Schwellen der einzelnen Probanden. Versuchsperson M.F. konnte die aus der Versetzung resultierende Unregelmäßigkeit in der Bewegung an der ersten Position überhaupt nicht erkennen.

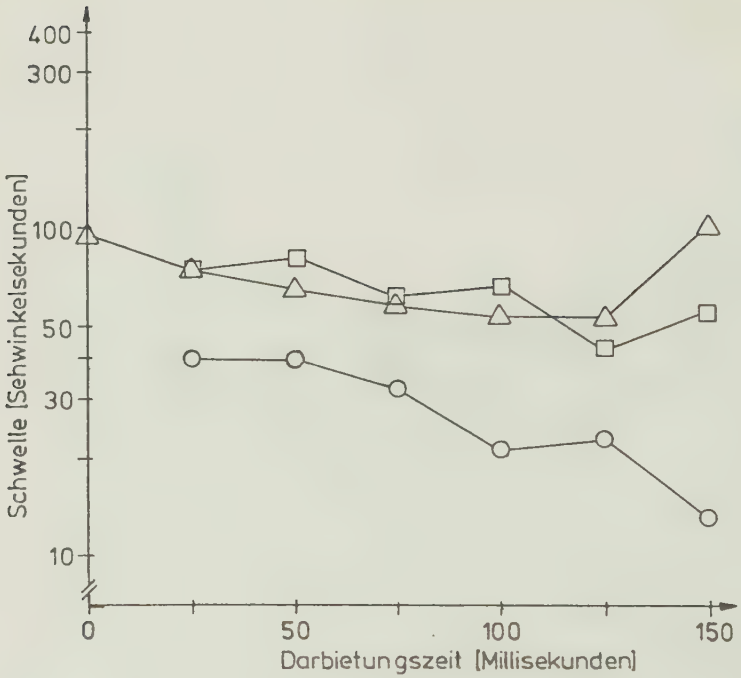


Abb. 12: Vergleich der Ergebnisse verschiedener Versuchsreihen einer Versuchsperson. Durchschnittliche Schwellenwerte (83% richtige Antworten). Bei allen Versuchen beträgt die Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, der Stationsabstand 2,5 Winkelminuten, Noniusversetzung durch raum-zeitliche Interpolation.

○ Noniusversetzung aller gezeigten Stationen. Zuerst wird nur eine Station, dann zwei, dann drei usw. gezeigt.

□ Noniusversetzung einzelner Stationen, die Bewegung hört jeweils nach dem versetzt gezeigten Segmentpaar auf.

△ Noniusversetzung einzelner Stationen. Es werden sieben Stationen gezeigt.

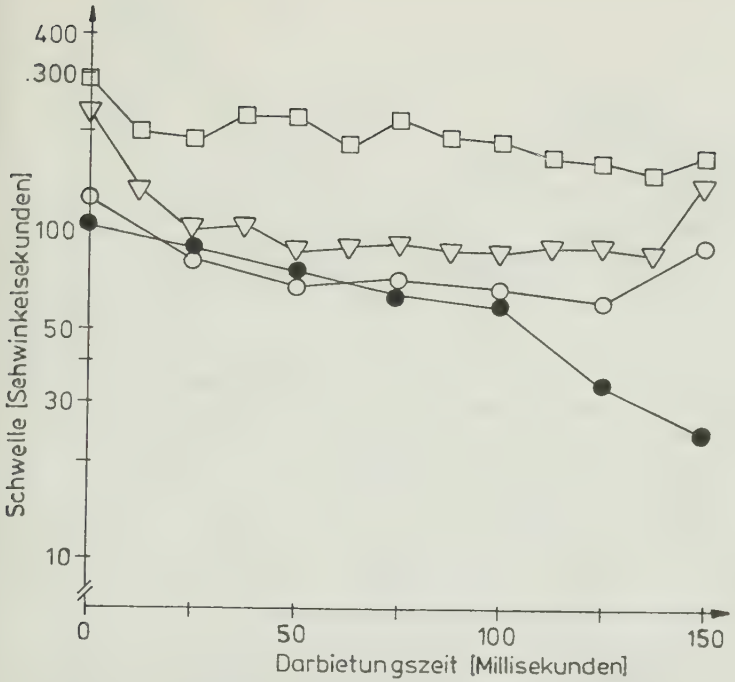


Abb. 13: Vergleich verschiedener Versuchsreihen. Durchschnittliche Schwellenwerte (83% richtige Antworten) von 6 Versuchspersonen.

○ Noniusversetzung einzelner Stationen durch raum-zeitliche Interpolation, Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten, 7 Stationen (vgl. Abb. 6a,b)

● Räumliche Noniusversetzung einzelner Stationen, Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten, 7 Stationen (vgl. Abb. 5a,b)

▽ Noniusversetzung einzelner Stationen durch raum-zeitliche Interpolation, Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 1,25 Winkelminuten, 13 Stationen (vgl. Abb. 7a,b)

□ Noniusversetzung einzelner Stationen durch raum-zeitliche Interpolation, Mustergeschwindigkeit 3,2 Grad pro Sekunde, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten, 13 Stationen (vgl. Abb. 8a,b)

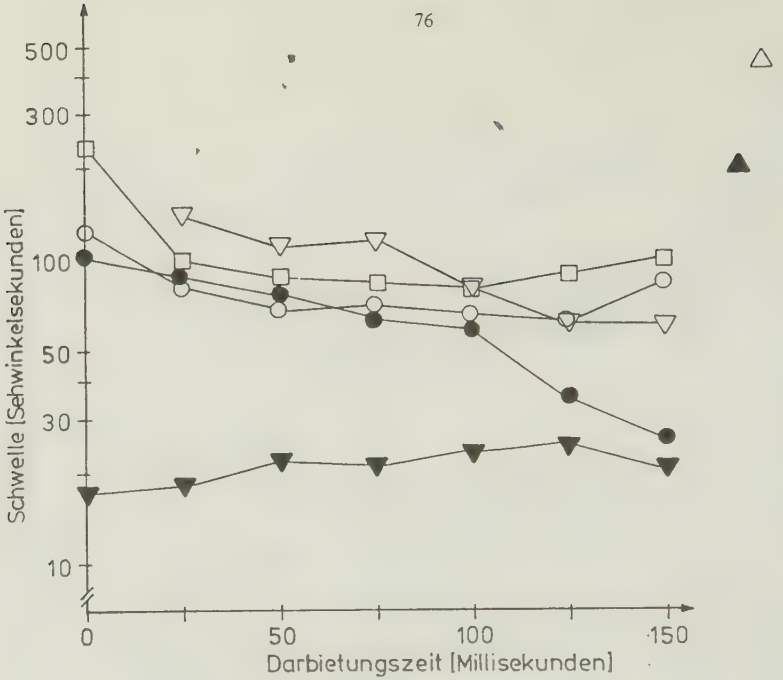


Abb. 14: Vergleich verschiedener Versuchsreihen (Kontrollexperimente). Durchschnittliche Schwellenwerte (83% richtige Antworten). Bei allen Versuchsreihen ist die Mustergeschwindigkeit 1,6 Grad pro Sekunde, der Stationsabstand beträgt 2,5 Winkelminuten.

○ Noniusversetzung einzelner Stationen durch raum-zeitliche Interpolation, 7 Stationen, 6 Probanden (vgl. Abb. 6a,b).

● Räumliche Noniusversetzung einzelner Stationen, 7 Stationen, 6 Probanden (vgl. Abb. 5a,b)

▽ Noniusversetzung einzelner Stationen durch raum-zeitliche Interpolation, die Bewegung hört jeweils nach dem versetzt gezeigten Segmentpaar auf, 6 Versuchspersonen (vgl. Abb. 10a,b)

▼ Räumliche Noniusversetzung einzelner Stationen, die Bewegung hört jeweils nach dem versetzt gezeigten Segmentpaar auf. 4 Versuchspersonen (vgl. Abb. 9a,b)

□ Balkenreihe, Versetzung eines Balkens durch raum-zeitliche Interpolation gegenüber den anderen 6 regelmäßig angeordneten Balken. 6 Versuchspersonen (vgl. Abb. 11a,b)

▲ Regelmäßige Balkenreihe, ein Vergleichsbalken unten. Räumliche Noniusversetzung (vgl. Abb.9a,b)

△ Regelmäßige Balkenreihe, ein Vergleichsbalken unten. Noniusversetzung durch raum-zeitliche Interpolation (vgl. Abb. 10a,b)

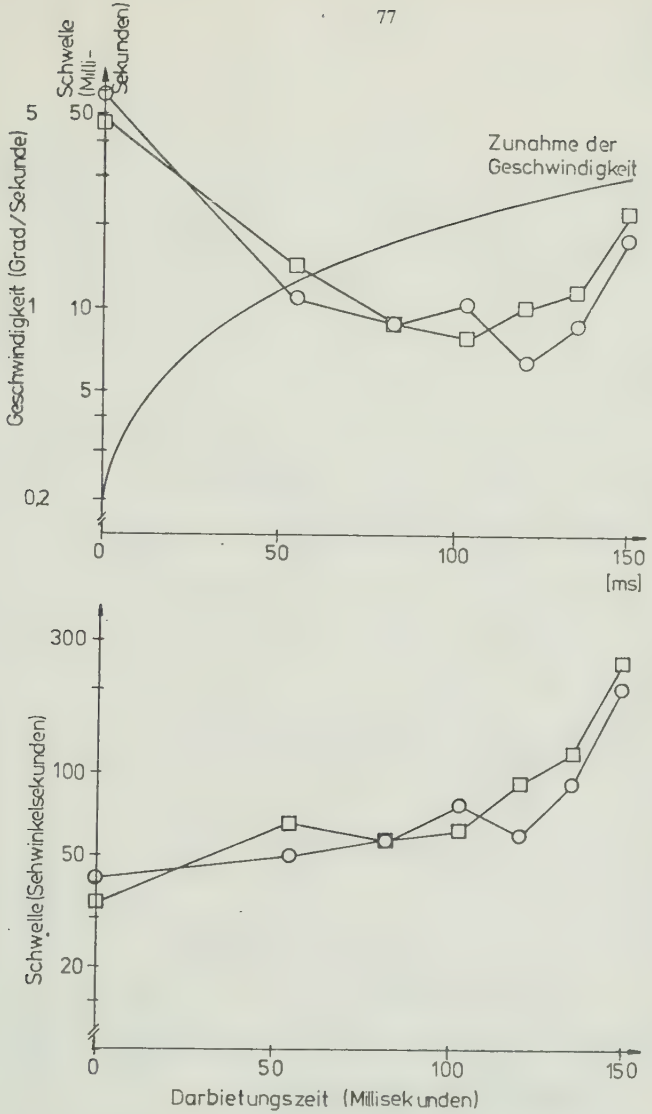


Abb. 15: Interpolative Noniussehschärfe bei beschleunigter Musterbewegung. Mittelwerte der Schwellen von 2 Versuchspersonen. Oben, Schwelle in Millisekunden; unten, Schwelle in Sehwinkelsekunden. Beschleunigung 19,5 Grad pro Sekunde im Quadrat, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten, 7 Stationen, Anfangsgeschwindigkeit 0,2 Grad pro Sekunde, Endgeschwindigkeit 3,1 Grad pro Sekunde

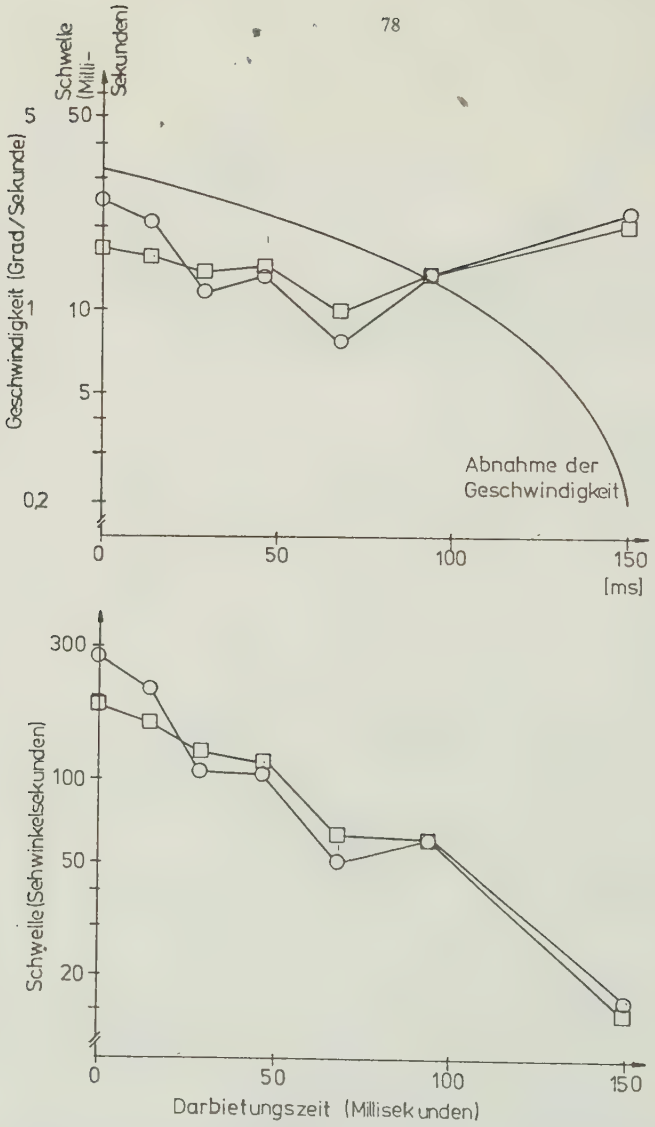


Abb. 16: Interpolative Noniussehschärfe bei entschleunigter Musterbewegung. Mittelwerte der Schwellen von 2 Versuchspersonen. Oben, Schwelle in Millisekunden; unten, Schwelle in Sehwinkelsekunden. Beschleunigung -19,5 Grad pro Sekunde im Quadrat, Stationsabstand 2,5 Winkelminuten, 7 Stationen, Anfangsgeschwindigkeit 3,1 Grad pro Sekunde, Endgeschwindigkeit 0,2 Grad pro Sekunde

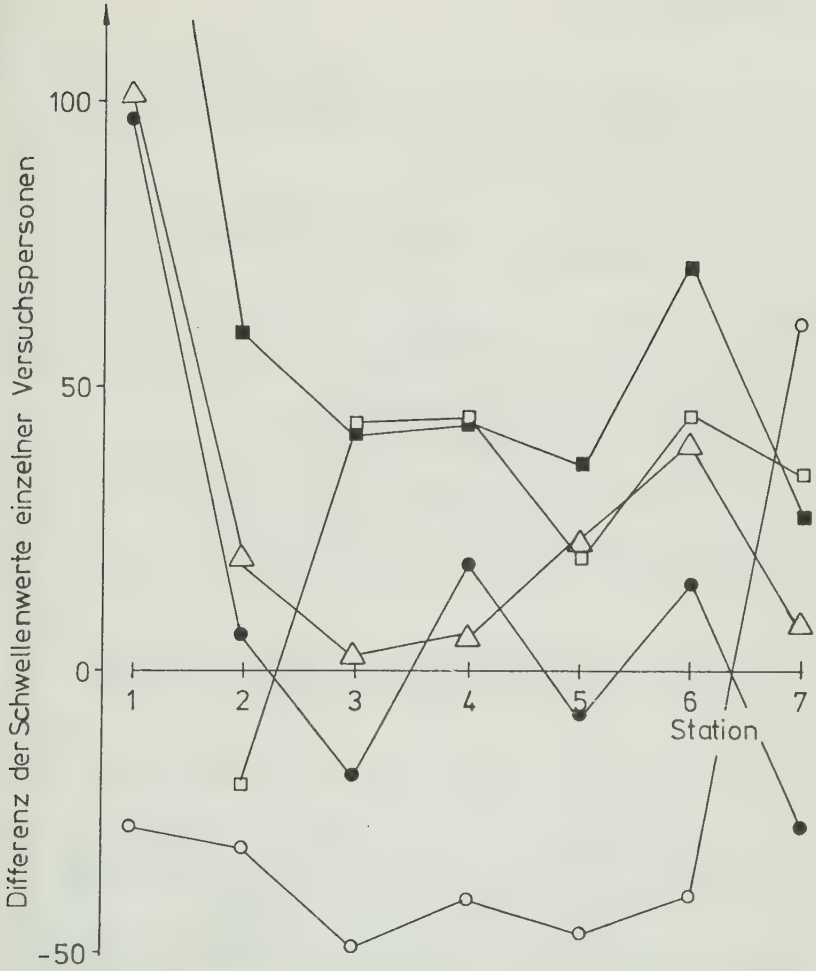


Abb. 17: Paarvergleich: Noniusversetzung einzelner Stationen bei raum-zeitlicher Interpolation - Balkenreihe.
Wir verglichen die durchschnittlichen Schwellenwerte von 5 Versuchspersonen an jeder Station. Positive Ergebnisse bedeuten, daß die Noniusversetzung besser erkannt wurde als die Unregelmäßigkeit in der Versetzung der Balkenreihe.

LITERATURVERZEICHNIS

Aulhorn, E., Voges, W. (1953)
Parafoveale Gesichtsfeldgrenzen in Abhängigkeit von der Lage der dargebotenen Konturen
Pflügers Archiv 257, 329-342

Barlow, H.B. (1979)
Reconstructing the visual image in space and time
Nature 279, 189-190

Best, F. (1900)
über die Grenze der Erkennbarkeit von Lageunterschieden
Albrecht v. Gräfes Arch. Ophtal. 51, 453-460

Bornschein, H., Hanitzsch, R. (1978)
Die Netzhaut, Sehen, Sinnesphysiologie III
in: Gauer, O. H., Kramer, K., Jung, R.: Physiologie des Menschen Bd. 13
Urban & Schwarzenberg, München, Wien, Baltimore

Braddick, O. (1984)
Visual hyperacuity
Nature 308, 228-229

Braitenberg, V. (1984)
Charting the visual cortex
in: Peters, A., Jones, E. G.: Cerebral Cortex III
Plenum, New York

Burr, D.C. (1979a)
Acuity for apparent vernier offset
Vision Research 19, 835-837

Burr, D.C. (1979b)
On the visibility and appearance of objects in motion
D. Phil. Thesis, University of Cambridge

Crick, F.A., Marr, D.C., Poggio, T. (1981)
An information-processing approach to understanding the visual cortex, 505-533
in: Schmitt, F.O.: The organization of cerebral cortex, MIT-Press, Cambridge, Massach.

Fahle, M., Poggio, T. (1981)
Visual hyperacuity: spatiotemporal interpolation in human vision
Proc. Roy. Soc. Lond. B 213, 451-477

Fahle, M., Braitenberg, V. (1983)
Curvature detection in the central and peripheral visual field of human subjects
Neuroscience letters, Supplement 14, 108

Fahle, M. (1984)
Zum Einfluß von Gesichtsfeldort und Reizorientierung auf verschiedene Wahrnehmungsleistungen, 113-122
in: Herzau, V.: Pathophysiologie des Sehens; Enke, Stuttgart

Fahle, M., Schmidt, M. (1985)
Naso-temporal asymmetry of visual perception and an anisotropy of the visual cortex
Vision Research (zur Publikation angenommen)

Fahle, M. (1986)
Auflösung und überaulösung, Von den Grenzen räumlicher Wahrnehmung
Medizinische Habilitationsschrift, Universität Tübingen

Fechner, G.T. (1860)
Elemente der Psychophysik, Bd. 1
Breitkopf & Härtel, Leipzig

Fendick, M., Westheimer, G. (1983)
Effects of practice and the separation of test targets on foveal and peripheral stereoacuity
Vision Research 23, 145-150

Gubisch, R.W. (1967)
Optical performance of the human eye
J. Optical Society America 57, 407-415

Guilford, J.P. (1954)
Psychometric Methods
Mac Graw-Hill, New York

v. Helmholtz, H. (1896)
Handbuch der Physiologischen Optik
L. Voss, Hamburg, Leipzig

Hering, E. (1899)
über die Grenzen der Sehschärfe
Bericht d. math-phys. Klasse d. Königl. sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften, Bd. 51 (3), Naturwiss. Teil, 16-24, Leipzig

Hollwich, F. (1982)
Augenheilkunde
Thieme, Stuttgart, New York

Hoogerheide, J. (1964)
Preliminary report concerning peripheral dynamic vision
Aeromedica Acta 9, 139-145

Hubel, D., Wiesel, T.N. (1977)
Functional architecture of macaque monkey visual cortex
Proc. Roy. Soc. London B 198, 1-59

Le Vay, S., Conolly, M., Houde, J., van Essen, D.G. (1984)
The complete pattern of ocular dominance stripes in the striate cortex and visual field of the macaque monkey
J. Neurosci. (zur Publikation angenommen)

Ludvigh, E. (1953)
Direction sense of the eye
Am. J. Ophtal. 36, 139-142

Mc Kee, S.P., Westheimer, G. (1978)
Improvement in vernier acuity with practice
Perception and Psychophysics 24, 258-262

Morgan, M.J. (1976)
Pulfrich effect and the filling in of apparent motion
Perception 5, 187-195

Østerberg, G. (1935)
Topography of the layer of rods and cones in the retina
Acta Ophtalmologica 13, Suppl. 6, 1-102

Rodieck, R.W. (1973)
The vertebrate retina: principles of structure and function
Freeman, San Francisco

Rovamo, J., Virsu, V., Laurinen, P., Hyvärinen, L. (1982)
Resolution of gratings oriented along and across meridians in peripheral vision
Invest. Ophtalmol. Vis. Sci. 23, 666-670

Shannon, C.E. (1948)
A mathematical theory of communication
Bell Syst. Tech. J. 27, 623

Stone, J., Johnston, E. (1981)
The topography of primate retina: A study of the human, bushbaby, and new- and old-world monkeys
J. comp. Neurol. 196, 205-223

van Essen, D.C., Maunsell, H.R. (1983)
Hierachical organization and functional streams in the visual cortex
Trends in Neuroscience 9, 370-375

Watt, R.J., Andrews, D.P. (1981)
APE: Adaptive Probit Estimation of Psychometric Functions
Current Psychological Reviews 1, 205-214

Wertheim, T. (1894)
über die indirekte Sehschärfe
Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane 7, 171-187

Westheimer, G. (1954)
Eye movement responces to a horizontally moving visual stimulus
Archs. Ophtal. 52, 923-941

Westheimer, G., Mc Kee, S.P. (1975)
Visual acuity in the presence of retinal image motion
Journal of the Optical Society of America 65,7, 847-850

Westheimer, G. (1976)
Diffraction theory and visual hyperacuity
American Journal of Optometry and Physiological Optics 53, 362-364

Westheimer, G., Mc Kee S.P. (1979)
What prior uniocular processing is necessary for stereopsis
Investigative Ophtalmology and Visual Science 18, 614-621

Westheimer, G. (1981)
Visual hyperacuity
in: Ottoson, D.: Progress in Sensory Physiology 1

Westheimer, G. (1982)
The spatial grain of the perifoveal visual field
Vision Research 22, 157-162

Wülfing, E.A. (1892)
über den kleinsten Gesichtswinkel
Zeitschrift für Biologie, 199-202

Für die Überlassung des Themas, für freundliche Unterstützung und wertvolle Anregungen danke ich Frau Professor Dr. E. Aulhorn und Herrn Dr. M. Fahle.

Meinen geduldigen Versuchspersonen (Frau Mayer, Frau Weller, Manfred, Günther, Thomas, Andreas und den Lehrlingen aus der Feinmechanikwerkstatt) danke ich für ihre Mitarbeit.

LEBENSLAUF

Am 5. Mai 1959 wurde ich, Otto Dollinger, in Biberach an der Riß als Sohn des Otto Dollinger und seiner Frau Luise, geb. Schmid, geboren.

Ich besuchte die Grundschule in Biberach und legte am dortigen Wieland-Gymnasium im Mai 1978 die Reifeprüfung ab.

Nach dem Zivildienst immatrikulierte ich mich im Oktober 1979 an der Medizinischen Fakultät der Universität Ulm. Dort studierte ich bis zur Ärztlichen Vorprüfung. Im Oktober 1981 setzte ich mein Studium an der Universität Tübingen fort. Dort studierte ich bis zur 2. Ärztlichen Prüfung.

Zum Praktischen Jahr wechselte ich an das Lehrkrankenhaus Biberach der Universität Ulm. Dort legte ich am 30. Oktober 1986 die 3. Ärztliche Prüfung ab.